Grundzüge

der

geographisch-morphologischen

Methode der Pflanzensystematik.

Von

Dr. R. v. Wettstein,
Professor an der deutschen Universität in Prag.

Mit 7 lithogr. Karten und 4 Abbildungen im Text.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1898.

Grundzüge

der

geographisch-morphologischen

Methode der Pflanzensystematik.

Von

Dr. R. v. Wettstein,

Professor an der deutschen Universität in Prag.

Mit 7 lithogr. Karten und 4 Abbildungen im Text.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer.

1898.

Inhaltsübersicht.

I. Die gegenwärtigen Aufgaben der systematischen Botanik und die bisherigen Versuche, denselben zu entsprechen.

Die systematische Botanik stellt sich gegenwärtig eine zweifache Aufgabe; sie hat einen Einblick in den entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang der heute lebenden Pflanzen zu gewinnen, sie hat anderseits eine möglichst klare und eine rasche Orientierung zulassende Uebersicht über die bisher bekannt gewordenen Pflanzen zu geben.

Diese doppelte Aufgabe hat die Existenz von vier verschiedenen Richtungen der systematischen Botanik zur Folge, die wir erkennen müssen, wenn uns der nichts weniger als einheitliche Zustand der Bestrebungen auf botanisch-systematischem Gebiete verständlich werden soll. Es gibt zunächst Botaniker, die bewusst ausschliesslich der Erfüllung der zweiterwähnten Aufgabe sich widmen, ihre Zahl ist gering und im Abnehmen, sie repräsentieren die ältere Schule der Systematik, die seit dem Zeitpunkte, in dem descendenztheoretische Erwägungen in der Botanik Eingang fanden, uns als eine, Resultate von allgemeinerem Werte nur vorbereitende erscheint.

Daneben haben wir Botaniker, die ausschliesslich der ersterwähnten Richtung dienen, die in Anbetracht der Aktualität der von ihnen vertretenen Disciplin gerne mit

einem gewissen Selbstbewusstsein auf die Vertreter jener Richtung blicken, gerade hierdurch aber nur zu oft sich verleiten lassen, den Boden der realen Betrachtung zu verlassen und die auftauchenden Fragen von ausschliesslich theoretischem Standpunkte aus zu betrachten.

Einer dritten Richtung gehört die überwiegende Mehrheit der heute lebenden Systematiker an. Sie streben thatsächlich im Sinne der zweiterwähnten Aufgabe nur eine übersichtliche Einteilung des Pflanzensystemes an, sie tragen aber der ersterwähnten Richtung insofern Rechnung, als sie sich jener Formen der Einteilung bedienen, welche Anschauungen über den entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang ausdrücken.

Als die vierte Richtung der Systematik lässt sich jene ansehen, welche in der Erkenntnis der phylogenetischen Beziehungen der heutigen Pflanzen die Hauptaufgabe sieht, welche aber daneben die Notwendigkeit eines der Uebersicht dienenden Systems anerkennt. Soweit sich beide Ziele vereinigen lassen, muss eine solche Vereinigung angestrebt werden; es kann aber schon heute keinem Zweifel unterliegen, dass die entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen der Pflanzen zu einander so mannigfach und so vielfach einander durchkreuzend sind, dass sie eine Darstellung in Form eines logisch aufgebauten Systemes nicht zulassen. Andererseits wäre es aber ein gefährliches Beginnen, bei der Durchführung des Systemes auf den logischen Aufbau, d. h. auf die durch diesen bedingte Uebersichtlichkeit in zu weitgehendem Masse zu verzichten. Ein vollständiger Aufbau des Systemes auf phylogenetischer Grundlage wird daher kaum zu erreichen sein, wir müssen damit zufrieden sein, wenn das System soweit als möglich ein Spiegelbild unserer phylogenetischen Kenntnisse abgiebt und müssen mit der eventuellen Notwendigkeit rechnen, phylogenetische Erfahrungen in Form des Systemes selbst nicht zum Ausdrucke zu bringen.

Dies ist eine der Konzessionen, welche die phylogenetische Richtung der Systematik der älteren, bloss ordnenden Systematik machen muss. Eine zweite notwendige Konzession an dieselbe ist die, dass descendenztheoretische Erfahrungen nur dann in der Systematik Verwertung finden sollen, wenn sie als hinlänglich begründet angesehen werden können. Bevor dies der Fall ist, diese Verwertung vornehmen, heisst in ganz überflüssiger Weise die Systematik zu einer schwankenden und die Zwecke der Orientierung ganz ausser acht lassenden machen.

Vom Standpunkte der im Vorhergehenden letzterwähnten Richtung der Systematik dürfte es vielleicht von Nutzen sein, einmal die Frage aufzuwerfen, inwieweit die Systematik bisher der Forderung nach Darstellung der phylogenetischen Beziehungen Folge gegeben hat, inwieweit dies für die Systematik thatsächlich von Nutzen war. Ich stelle diese Frage deshalb, weil ich — um dies schon hier zu sagen — die innigste Ueberzeugung habe, dass im Bereiche eines Teiles der Systematik heute ein Zustand herrscht, der weder den berechtigten Forderungen der Uebersichtlichkeit und Ordnung, noch jenen der Wissenschaft entspricht, der dringend eine Reform durch Anwendung präciser Methoden erfordert.

Das Verhältnis zwischen Systematik und Descendenzlehre ist ein ganz verschiedenes, je nachdem wir die grossen Gruppen des Pflanzensystemes in Betracht ziehen oder die einzelnen heute lebenden Formen. In der Systematik der ersteren lässt sich in der Aufeinanderfolge derselben eher die Entwicklungsgeschichte berücksichtigen, in der Systematik der einzelnen Sippen[1]) jedoch nur selten, was eine einfache Betrachtung lehren dürfte.

---

1) Ich gebrauche hier diesen Ausdruck im gleichen Sinne wie Naegeli (Mechanisch-physiolog. Theorie der Abstammungslehre, S. 10) und Drude (Schenk's

Wenn wir beispielsweise die Ueberzeugung haben, dass die heute lebenden Vertreter der heterosporen Pteridophyten, der Gymnospermen und Angiospermen in dem phylogenetischen Verhältnisse zu einander stehen, dass Ahnen der heutigen Angiospermen von Ahnen der heutigen Gymnospermen und diese von Vorfahren unserer heterosporen Pteridophyten abstammen, so lässt sich diese Ueberzeugung durch folgende Reihenfolge bei der systematischen Darstellung ausdrücken:

Heterospore Pteridophyten — Gymnospermen — Angiospermen.

Je weiter wir aber in der Stufenleiter der systematischen Einheiten herabsteigen, desto grösser werden die Schwierigkeiten und schon beim Gattungsbegriff sind sie so gross, dass nur in den seltensten Fällen die Reihenfolge der Gattungen im Systeme auch nur einigermassen ihrer phylogenetischen Descendenz entspricht. Vollständig unmöglich aber wird eine derartige Anwendung der Phylogenie zumeist in der Systematik der Arten.

Mit diesen Verschiedenheiten und mit den allgemeinen Anschauungen der betreffenden Forscher hängt der verschiedene Wert der heutigen Systematik, je nachdem wir die grösseren Gruppen oder die Arten ins Auge fassen, zusammen.

Die Systematik der Hauptabteilungen des Pflanzenreiches befindet sich in befriedigendem Zustande. Mit dem Fortschreiten der phylogenetischen Erkenntnisse geht eine diesen Rechnung tragende fortwährende Verbesserung des Systemes Hand in Hand und die Systeme Linne's (1735), Jussieu's (1789), P. A. de Candolle's (1813), Endlicher's (1836—40), Brongniart's (1843), A. Braun's (1860 resp.

Handb., III, 2, S. 210) zur Bezeichnung der uns entgegentretenden systematischen Einheiten niedersten Grades. Die Ausdrücke „Arten", „Species" und dgl. sind heute je nach dem Standpunkte des Einzelnen zu vieldeutig, als dass sie sich bei einer solch allgemeinen Betrachtung verwenden liessen.

1864), Eichler's (1883), Warming's (1884), Engler's (1892)[1]) bedeuten nicht so sehr den Ausdruck wesentlich verschiedener Anschauungen, als den Ausdruck des fortdauernden Versuches, jede neue Erkenntnis zu verwerten und schliesslich den eines allmählichen aber ganz bedeutenden Fortschrittes. Damit soll nicht gesagt werden, dass in Bezug auf die Systematik der grossen Gruppen des Pflanzenreiches das Ziel der Wissenschaft erreicht oder überhaupt erreichbar ist, aber es ist allgemein die Tendenz vorhanden, dem Ziele zuzustreben und viele zweifellos wertvolle Resultate sind schon gewonnen worden.

Ganz anders und wesentlich schlimmer steht es mit der **Systematik der niedersten Einheiten des Systemes, der Sippen, auf die sich die ganzen folgenden Ausführungen beziehen.**

Das allgemeinste, die Pflanzensippen betreffende Ergebnis der descendenztheoretischen Forschung ist, dass dieselben von sehr verschiedenem Alter, damit von sehr verschiedener systematischer Wertigkeit sind, dass neben Arten, die durch lange Zeiträume unverändert blieben, sich solche finden, die erst in jüngster Zeit aus anderen entstanden sind. Wenn wir die diesbezüglichen Erfahrungen systematisch verwerten wollen, so kann dies nur in der Weise geschehen, dass wir Sippen verschiedener Wertigkeit unterscheiden, dass wir neben solchen höheren Alters, also höheren Wertigkeit, auch solche jüngeren Alters, also geringerer Wertigkeit feststellen und letztere denjenigen unter den ersteren, von denen sie abstammen, als Subspecies, Varietäten u. dgl. subsumieren. Ueberall in der Systematik der Arten sehen wir nun dieses Verfahren an-

1) Vgl. auch Kerner, A., Pflanzenleben, I. Aufl., 2. Bd. (1891), Sachs in „Flora", 1896, S. 173, Wettstein in Sitzungsber. d. deutsch. naturw. mediz. Ver. „Lotos", 1896, S. 297—306, Bessey Ch. E., The phylogeny and taxonomy of Angiosperms (Bot. Gaz. Vol. XXIV), Van Tieghem in Bull. soc. bot. de Fr. XLIV etc.

gewendet, wissen wir doch, dass der Streit um die Wertigkeit von Sippen vielfach ein sehr lebhafter ist. Anderseits kann die Verwertung durch Aufstellung von Stammbäumen stattfinden.

Was die ersterwähnte übliche Art der Subsumierung einzelner Sippen unter andere anbelangt, so behaupte ich, dass die Systematik der Arten dadurch bisher zum grössten Teil nur die Form der descendenztheoretischen Richtung annahm, dass aber diese Form nur in den wenigsten Fällen der Ausdruck begründeter Ueberzeugung und thatsächlichen Nachweises ist. Die Form ohne die sie bedingende Basis muss aber nur schädlich wirken, da sie Kenntnisse vortäuscht, die nicht vorhanden sind, da sie auch jene Fälle entwertet, in denen die gleiche Form durch thatsächliche Erfahrungen bedingt ist.

Es obliegt mir die Pflicht, die Richtigkeit dieser meiner Behauptung zu beweisen und ich möchte zu diesem Zwecke die üblichen Formen, in denen sich descendenztheoretische Anschauungen ausdrücken, die Subsumierung der Sippen und die Aufstellung von Stammbäumen, kurz betrachten.

Das Subsumieren einzelner der zu beobachtenden Pflanzen unter andere wurde schon von Linné und seiner Zeit angewendet. Was Linné damit sagen wollte, wenn er seinen Arten „Varietäten" unterordnete, wenn er beispielsweise bei Primula veris (Spec. plant. ed i. p. 142) die Varietäten α. officinalis, β. elatior, γ. acaulis, bei Valeriana Locusta (l. c. p. 33), die Varietäten α. olitoria, β. vesicaria, γ. coronata, δ. dentata, ε. radiata, bei Fumaria bulbosa (l. c. p. 699) die Varietäten cava, intermedia, solida beschrieb, ist vollkommen klar. Es lag ihm ferne, an Sippen verschiedener Wertigkeit in dem Sinne zu denken, dass minderwertige zu höherwertigen werden könnten; er wollte mit der Aufstellung von Varietäten nur die Formen angeben, in denen eine Art infolge der auf das Individuum

einwirkenden Standortseinflüsse auftritt[1]). Er schuf aber damit die Form, in der sich das Verhältnis jüngerer Sippen zu älteren ausdrücken lässt, er bahnte selbst den Uebergang von seiner Auffassung des Begriffes der Varietät zu der seiner Nachfolger, da er in vielen Fällen als Varietäten Sippen bezeichnete, von denen er keineswegs nachwies, dass es Varietäten in seinem Sinne seien (vergl. z. B. die oben aufgezählten Fälle). Ganz anders als Linné verfuhren aber die Botaniker, die zunächst die von ihm eingeführte Form annahmen. Ende des vorigen und am Beginne dieses Jahrhunderts war es allgemein üblich (Jacquin, Scopoli u. a.), Sippen von geringeren morphologischen Verschiedenheiten als „Varietäten" gewissen Arten zu subsumieren; man wollte damit nicht bloss die Variabilität der Art je nach momentanen Einflüssen darstellen, sondern sah darin ein bequemes Mittel, die zu beobachtenden Formen in ein übersichtliches System zu bringen, man entsprach damit dem logischen Bedürfnis, welches dazu drängt, Formen von geringerer Verschiedenheit im Systeme einer niedrigeren Kategorie einzuverleiben, als Formen von bedeutenderer Differenz.

Daneben begann aber ganz allmählich eine dritte, ganz wesentlich andere Verwendung derselben Form. Durch Lamarck, Saint-Hilaire, Goethe und Sprengel[2]) wurde

---

1) Varietates tot sunt, quot differentes plantae ex eiusdem speciei semine sunt productae. — Varietas est planta mutata a causa accidentali: Climate, solo, calore, ventri etc. reducitur itaque in solo mutato. — Linné, Philos. bot., p. 100 (1751).

2) Ich möchte diese Gelegenheit benutzen, um auf den wenig beachteten Umstand hinzuweisen, dass C. Sprengel 1809, also in demselben Jahre, in dem Lamarck seine Theorie zum erstenmale zusammenhängend publizierte, mit voller Klarheit für die Entstehung der Arten auseinander eintrat, dass er sogar eine gerade in jüngster Zeit mehr beachtete Art der Artenbildung, nämlich die durch Hybridisation, annahm. (Sprengel, Linnés Philos. botan., Ed. 4, p. 173 ss.). — Aehnliche Ideen hat sogar Linné nicht ganz von sich abweisen können (cf. Amoen. acad., Vol. VI, p. 297, 298).

um die Wende des Jahrhunderts der Gedanke des Entstehens einer Art aus einer anderen soweit geläufig, dass man unter den Botanikern schon ziemlich allgemein — wenn man sich dessen auch vielfach nicht klar bewusst war — unter den Varietäten einer Art nicht bloss Abänderungen im Sinne Linnés meinte, sondern jüngere Sippen, die in entwickelungsgeschichtlichem Zusammenhange mit der vorgesetzten Art stehen. Wenn beispielsweise Koch (Synopsis p. 546) bei seiner Euphrasia officinalis die Varietäten *α.* pratensis, *β.* neglecta, *γ.* nemorosa und *δ.* alpestris unterscheidet, so will er damit nicht bloss eine dem logischen Bedürfnisse entsprechende Einteilung treffen, er will nicht sagen, dass seine E. officinalis je nach Boden, Standort etc. individuelle Variationen hervorbringt, sondern er will damit direkt ausdrücken, dass diese Varietäten die Formen darstellen, in welchen ein Grundtypus auftritt, in welche sich derselbe gliedert.

Dass bis auf den heutigen Tag diese Art der Subsumierung beibehalten wurde, ist bekannt, sie hat eine formelle Weiterbildung erfahren dadurch, dass die Zahl der Abstufungen vergrössert wurde durch Schaffung der Begriffe Subspecies, Varietäten, Subvarietäten etc. Ich möchte in keiner Weise diesen Vorgang an und für sich bekämpfen, nur das eine glaube ich behaupten zu können, dass heute — wie schon erwähnt — dieser Vorgang wissenschaftlich nur dann berechtigt ist, wenn mit ihm nicht bloss eine Uebersicht und Ordnung angestrebt wird, sondern wenn in ihm wirklich die verwandtschaftlichen Beziehungen der Pflanzen, ihre Descendenz zum Ausdruck kommen.

Um zu sehen, ob dies der Fall ist, wollen wir einmal untersuchen, in welcher Weise heute die Subsumierung vorgenommen wird.

Da haben wir zunächst Botaniker, die einen solchen Wert ihrer Einteilung gar nicht anstreben, die einfach die an und für sich richtige Beobachtung machen, dass manche

Sippen sich nur wenig voneinander unterscheiden, die sie deshalb „nur" für Varietäten, Subspecies und dergl. halten. Dass eine solche ausschlieslich auf dem morphologischen Vergleiche und auf einer Abschätzung beruhende Subsumierung wissenschaftlich keinen Anspruch auf Berechtigung machen kann, ist klar. Diese Art der Systematik erhebt sich in keiner Weise über die Linnés und seiner Zeit. Sie ist aber heute noch viel verbreiteter, als man glauben möchte. Fast jede Nummer der botanischen Zeitschriften bringt uns Beschreibungen neuer Pflanzen, welche als Varietäten, Subspecies u. s. w. schon bekannter aufgestellt werden. Die Autoren meinen in der Regel nichts anderes, als dass die betreffende Form jener bekannten sehr ähnlich ist; durch nichts vermögen oder versuchen sie zu beweisen, dass sie phylogenetisch mit ihr thatsächlich im Zusammenhange steht.

Weitaus höher stehen naturgemäss die Unterordnungen, die von Monographen vorgenommen werden, die sich bei diesen Einteilungen nicht nur von den Ergebnissen des Vergleiches einzelner Pflanzen, sodern von dem durch lange und intensive Beschäftigung mit der betreffenden Pflanzengruppe bewirkten Einblick in diese leiten lassen, die gerade durch diese Vertiefung vielfach einen überaus geschärften Blick für die thatsächlichen Verwandtschaftsverhältnisse erhalten. Besonders müssen die Ergebnisse solcher Untersuchungen an Wert gewinnen, wenn dieselben mit der Tendenz, den phylogenetischen Beziehungen auf die Spur zu kommen, ausgeführt werden. Der Hauptsache nach beruhen auch diese Einteilungen auf dem morphologischen Vergleiche.

Die Konstruktion von Stammbäumen war bisher insbesondere üblich zur Darstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen der voneinander bedeutender verschiedenen Arten. Ich kann nicht unterlassen, hier darauf zu verweisen, dass auch die Aufstellung dieser Stammbäume sehr häufig in einer Weise erfolgt, die am besten beweist, wie sehr es der systematischen Botanik heute noch vielfach nur darum

zu thun ist, die Form der phylogenetischen Systematik zu wahren. Nur zu häufig gehen Botaniker bei der Konstruktion solcher Stammbäume von der ganz falschen Voraussetzung aus, dass der ganze Stammbaum in den heute lebenden Arten sich ausdrücken lassen muss [1]), während es den Thatsachen weitaus entsprechender ist anzunehmen, dass der grösste Teil der heute lebenden Arten die jüngsten Verzweigungen des Stammes darstellen, deren Hauptäste wir nicht mehr kennen, die wir höchstens hypothetisch rekonstruieren können [2]).

Will die Systematik der Sippen auf realer Basis bleiben so wird sie überhaupt im günstigsten Falle nur die Klarstellung der letzten Verästelungen des Stammbaumes anstreben können [3]).

Dass ein nur die heute lebenden Arten berücksichtigender Stammbaum zwar die morphologischen Aehnlichkeiten und Verschiedenheiten der heute lebenden Sippen sehr gut ausdrücken, in keiner Weise aber deren Entstehung darstellen kann, liegt mithin auf der Hand [4]). Aber selbst Stammbäume,

1) Vgl. z. B. Baldacci, A., Osservazioni sulle Rotatae e particolarmente sul genere Vaillantia (Malpighia VII, fasc, 3/4, 1893). — Kronfeld, Monogr. d. Gattg. Typha in Verh. d. zool. bot. Ges., 1889. — Zimmeter, A., Verwandtschaftsverh. und geogr. Verbreitung der europ. Arten der Gattung Aquilegia, 1875. — Beck, Monographie der Gattung Orobanche (Bibl. botan. Heft 19, p. 71 [1890]). — Heckel, Etude monograph. de la fam. des Globulariees, Paris 1890 u. v. a.

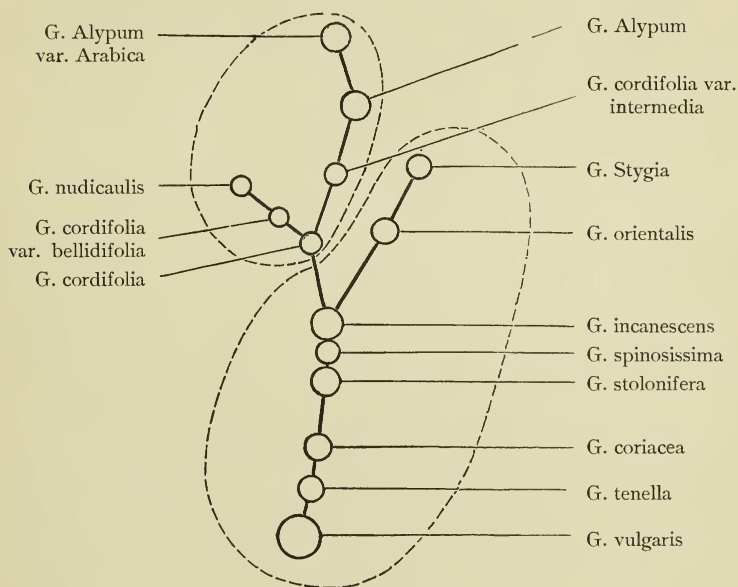
2) Vgl. darüber auch die sehr inhaltreichen Darlegungen Hackels in Monogr. Festuc. Europ. z. B. S. 54.

3) Ich befinde mich diesbezüglich in voller Uebereinstimmung mit Briquet, der in seinen „Etudes sur les Cytises des Alpes maritimes, p. 63 (1894)" sagt: „La construction d'arbres généalogiques est un exercice souvent dangereux et de nature à diminuer l'interet scientifique des recherches de phylogénie. Le grand point, selon nous, est l'etablissement des phylums, c'est à dire de groupes naturels, dont on puisse dire avec une probabilité toujours plus grande que tous leurs membres ont une origine commune." — Vgl. den analogen Standpunkt, den Engler in Bezug auf die Reihen der Siphonogamen einnimmt (Natürl. Pflanzenfam. Nachtr. zu Teil IV, S. 371 ff.).

4) Als typisch für die Art der Konstruktion solcher Stammbäume kann die angesehen werden, in der Heckel in der obenerwähnten Abhandlung (p. PPP)

die nicht an der ebenerwähnten unrichtigen Grundanschauung leiden, können selten mehr als den Ausdruck des morpho-

zu einem Stammbaume der heute lebenden Globularia-Arten kommt, weshalb dieser Fall hier eine kurze Besprechung finden soll. H. vergleicht die heute lebenden Arten und stellt sie nach ihrer grösseren und geringeren Aehnlichkeit in folgenden Stammbaum zusammen:



Als Ausgangspunkt der ganzen Formenreihe betrachtet er also G. vulgaris. Warum? Er drückt dies aus in dem Satze (p. N. N. N.): „si l'on considère G. vulgaris, qui est l'espèce la plus commune et dont l'aire d'extension est le plus large — — — comme constituant la sombe commune d'on se sont dégagées les autres espèces ou variétés . . . .“ Also das häufige Vorkommen und die Verbreitung soll die Auffassung als Stammart begründen. Ein in vielen analogen Arbeiten wiederkehrender Irrtum, der allein schon genügt, den ganzen Stammbaum unhaltbar zu machen. Aber die Unhaltbarkeit des von H. aufgestellten Stammbaumes tritt noch klarer hervor, wenn wir ihn näher betrachten. Aus G. vulgaris soll G. tenella, coriacea, stolonifera hervorgegangen sein; ich habe über den Ursprung dieser Formen eine ganz andere Ansicht,

logischen Vergleiches der heute lebenden Formen geben, zumal die Paläontologie diesbezüglich bekanntlich die Botanik, wenigstens derzeit noch, ganz im Stiche lässt.

Die vorstehende kurze Betrachtung, die ich absichtlich nur in einzelnen Fällen durch spezielle Hinweise auf bestimmte Untersuchungen illustrierte, da es mir nicht um eine Polemik, sondern um eine objektive Betrachtung der Sachlage zu thun war, ergibt, dass die Grundlage fast aller bisherigen systematischen Einteilungen von Pflanzenarten der morphologische Vergleich der Pflanzen und ihrer Organe war. Wenn ich die Behauptung aufstellte, dass die heutige Systematik der Pflanzenarten den Anforderungen der Descendenztheorie nicht entspricht, so liegt nach meiner Ueberzeugung der Grund darin, dass hierzu der morphologische Vergleich [1]) nicht ausreichend ist. Ich kann daher den Beweis für die Richtigkeit meiner Behauptung am besten durch eine Dar-

---

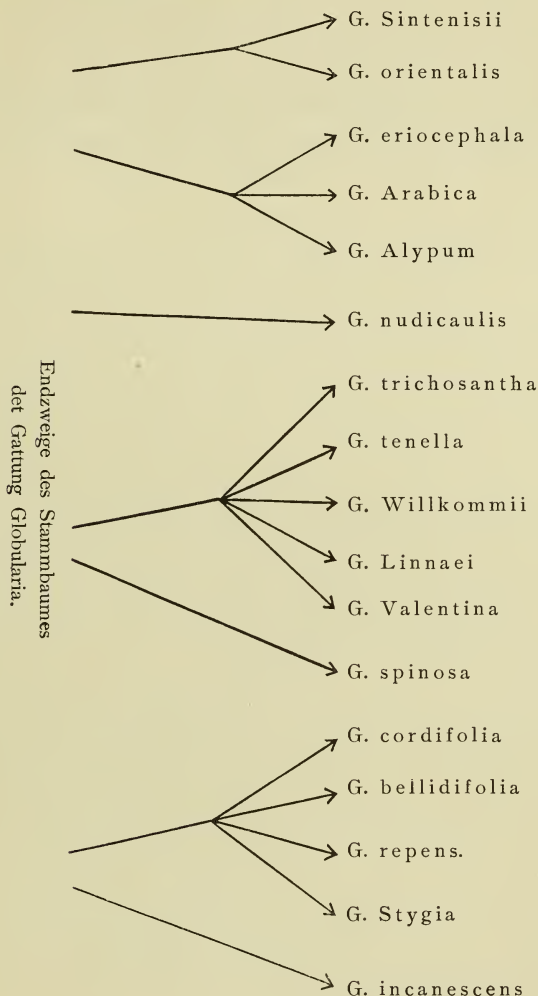
aber es handelt sich hier wenigstens um Formen, die der G. vulgaris ähnlich sind. Ein Sprung bedeutet schon den Uebergang von der letzterwähnten zu G. spinosissima, noch grösser ist der Schritt von dieser zu G. incanescens. Von da ab wird aber der Stammbaum einfach unverständlich. Von G. incanescens soll sich die total verschiedene G. orientalis, von dieser sogar die eine ganz andere Gattung darstellende G. salicina und von dieser endlich die G. Stygia herausgebildet haben, welche der in einem ganz anderen Teile des Stammbaumes stehenden G. cordifolia ungemein nahesteht. Nicht besser steht es mit den von G. incanescens abzweigenden Arten. Zwei der G. cordifolia ungemein nahestehende, von ihren Autoren kaum geschiedene Formen (bellidifolia und intermedia) sollen Ausgangpunkte für zwei ganz verschiedene Artenreihen, G. nudicaulis einerseits, G. Alypum und G. Arabica andererseits geworden sein! So kommt der Verf. zu einem Stammbaum, dessen Ausgangspunkt eine heute verbreitete und in voller Ausgliederung begriffene Art ist, deren Endglieder Formen sind, welche in jeder Hinsicht den Eindruck weit zurückreichender Typen machen! Ich kann derartige phylogenetische Erörterungen nur als nutzlose Spielerei ansehen. Ich verweise mit Rücksicht auf die in der Frage in Betracht kommenden Details auf meine Abhandlung „Globulariaceen-Studien“ (Bull. de l'herb. Boiss., III, No. 6) und

1) Selbstverständlich ist damit ebenso der grobmorphologische Vergleich, wie die sogenannte anatomische Methode gemeint.

legung der Unzulänglichkeit des morphologischen Vergleiches erbringen.

---

möchte, nm nicht nur zu tadeln, sondern auch etwas Positives zu bringen, nachstehend jenes Stück des Stammbaumes der Gattung Globularia bringen, das sich nach seiner Ansicht beweisen lässt:



II. Die Unzulänglichkeit des morphologischen Vergleiches für eine natürliche Systematik.

Der Versuch, die verwandtschaftlichen, i. e. die phylogenetischen Beziehungen der Pflanzen aus einer vergleichend-morphologischen Betrachtung derselben zu entnehmen, geht von der Voraussetzung aus, dass zwei Pflanzen desto näher verwandt sind, je ähnlicher sie einander sind, dass grössere wesentlichere Unterschiede eine geringere Affinität andeuten.

Die Anwendung der vergleichenden Morphologie in der angedeuteten Richtung geht aber weiterhin von der Ansicht aus, dass jene Voraussetzung nicht bloss an und für sich richtig ist, sondern dass wir auch die Fähigkeit besitzen, in objektiver Weise den Grad der Aehnlichkeit und Verschiedenheit zu beurteilen.

Wollen wir beide Annahmen näher betrachten. Was die Fähigkeit des Menschen anbelangt, die Verschiedenheiten und Aehnlichkeiten zwischen zwei Pflanzen zu beurteilen, so ist dieselbe viel zu subjektiv und von äusseren Umständen abhängig, als dass sie im Allgemeinen eine objektive Beurteilung der Verwandtschaft zweier Pflanzen zuliesse. Es kommen da nicht nur die Schulung des Einzelnen, sondern auch die der Wissenschaft überhaupt, der Umfang des zur Untersuchung verwendeten Materiales, die Untersuchungsmethoden in Betracht.

Ich brauche zunächst nur an die zahlreichen Fälle zu erinnern, in denen wir heute zwei Pflanzen als wesentlich verschieden ansehen, sie sogar in verschiedene Gattungen stellen, während sie selbst geübte Botaniker früher für so wenig verschieden ansahen, dass sie sie unter einen Speciesbegriff zusammenfassten[1]). Nicht nur etwa verbesserte Methoden der Untersuchung sind in allen Fällen Ursache dieses wesentlichen Wechsels der Anschauungen, sondern in den meisten Fällen wurde derselbe veranlasst durch die im Laufe der Zeit sich einstellende Schulung. Und wenn schon bei dem morphologischen Vergleiche relativ bedeutend verschiedener Formen derartige Irrtümer vorkommen können, wie soll derselbe bei Beurteilung sich wirklich sehr ähnlich sehender Sippen auf die richtige Spur leiten?

Jeder, der sich eingehender mit der Systematik einer Pflanzengruppe beschäftigt, weiss, wie sehr sich im Laufe der Untersuchung der Blick für Aehnlichkeiten und Unterschiede schärft. Formen, die uns anfangs in nichts verschieden erscheinen, treten uns später als so grundverschieden entgegen, dass wir unsere ursprüngliche Ansicht gar nicht begreifen; Unterschiede dagegen, die wir anfangs für bedeutend hielten, verlieren nur zu oft ihren Wert im Laufe des weiteren Studiums. Viel trägt zu solchem Wechsel in der Auffassung der relative Reichtum des Beobachtungsmateriales bei.

---

1) Beispiele: Jungermannia trilobata var. Doniana Hook. ist heute Anastrophyllum Donianum Spruce. — Gentiana germanica Willd. umfasst nachweisbar die so wesentlich verschiedenen Formen G. Austriaca, G. Wettsteinii, G. Sturmiana, G. Amarella, G. calycina. Vgl. Wettstein in Denkschr. der Wiener Akad. d. Wissensch., 1897, S. 33 des Sep.-Abdr. — Euphrasia officinalis L. umfasst nachweisbar die in ganz verschiedene Gattungsgruppen gehörenden Arten E. Rostkoviana, E. montana, E. minima, E. brevipila, E. gracilis; vgl. Wettstein, Monograph., S. 4. — Seseli glaucum Neilreich's (Flora von Nieder-Oestesr., S. 620) und seiner Zeit umfasst nach Beck (Flora von Nieder-Oesterr., S. 636 u. 637) Seseli glaucum L. und Seselinia austriaca Beck etc. etc.

Stellen wir systematische Untersuchungen über Pflanzen an geringem Materiale an, so werden wir oft zu beobachtende Unterschiede für so bedeutend halten, dass wir vollkommen im Recht zu sein glauben, wenn wir die betreffenden Formen systematisch voneinander entfernen; nehmen wir reicheres Materiale zur Hand, so strömen Zwischenformen zu, und Typen, die wir für wesentlich verschieden hielten, erscheinen uns als systematisch nicht unterscheidbar. Zu geringes Material kann noch in anderer Weise irre führen. Nehmen wir an, es handle sich um die systematische Behandlung der Vertreter einer Gattung aus einem Gebiete, das in Wirklichkeit 20—30 Arten beherbergt, von denen uns aber nur 5 – 6 vorliegen. Es liegt auf der Hand, dass die in diesem Falle auf Grund des morphologischen Vergleiches konstruierten verwandtschaftlichen Beziehungen nicht im entferntesten richtig zu sein brauchen, dass sie uns selbst bei Bekanntwerden weiterer Formen als ganz unrichtig erscheinen können.

Ich kann das hier über den Mangel an objektivem Wert des morphologischen Vergleiches, sofern es sich um einen Einblick in die phylogenetischen Beziehungen der Pflanzenarten handelt, Gesagte nicht besser illustrieren, als indem ich an einzelnen Beispielen die Schicksale zeige, die gut unterscheidbare Pflanzen im Laufe der Zeit in Bezug auf ihre systematische Behandlung erfahren mussten. Ich bemerke hierbei, dass ich nur auf solche Einreihungen Rücksicht nehme, die von Autoren ausgiengen, denen man nicht Flüchtigkeit oder Mangel an Einsicht zumuten kann.

Eine Euphrasia, die von anderen europäischen Sippen leicht zu unterscheiden ist, ist die von Host schon 1831 als E. stricta beschriebene. Als Beweis dafür, dass es eine durchaus nicht bloss dem sich mit der Gattung eingehender Beschäftigenden auffallende Form ist, mag der Umstand dienen, dass sie wiederholt unter verschiedenen Namen als

neu beschrieben wurde[1]). Es ist nun für die uns hier interessierende Frage von Interesse, wie die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Pflanze von verschiedenen Botanikern auf Grund des morphologischen Vergleiches mit anderen Sippen aufgefasst wurden. Wenn ich von allen auf bloss nomenklatorischen Neuerungen beruhenden Aenderungen absehe[2]), so bekomme ich folgende Stellen, welche die Pflanze im Laufe der Zeit im Systeme inne hatte:

1. Synonym mit E. officinalis nach Willdenow (1800).
2. E. officinalis var. . . . . nach Wahlenberg (1814).
3. E. officinalis B. montana var. . . . . nach Fries (1828).
4. Synonym mit E. nemorosa nach Reichenb. (1830).
5. Selbständige Species nach Host (1831).
6. E. nemorosa B. intermedia var. nach Soyer Willemet (1833).
7. E. alpina var. . . . . nach Schleicher.
8. E. officinalis B. nemorosa var. nach Prahl. (1890).
9. E. nemorosa var. nach Acloque (1894).

Eine Vermehrung der systematischen Stellungen wird noch dadurch bewirkt, dass bei verschiedenen Autoren die Genossenschaft, in der die Form einer zweiten subsumiert wurde, eine sehr wechselnde war. Keine dieser verschiedenen systematischen Stellungen kam dabei dem wahren Sachverhalt nahe.

Ein zweites Beispiel: Eine sehr markante und in ihrer systematischen Stellung mir ganz klare Sippe aus der Sektion Endotricha der Gattung Gentiana ist G. calycina (Koch) Wettst.[3]). Von den Autoren, die sie überhaupt unterschieden, stellte sie ihr Autor Koch (1844) als Varietät zu G. obtusifolia; Bertoloni erklärte sie (1837) für identisch

1) = E. rigida Lasch 1829 = E. ericetorum Jord. 1854 = E. multicuspidata Tausch = E. obscura Opiz.

2) Vgl. Monographie, S. 94.

3) Vgl. Wettstein, R., Die Arten der Gattung Gentiana aus der Sekt. Endotricha und ihr entwicklungsgeschichtl. Zusammenhang, 1896.

mit G. Amarella, Parlatore unterschied sie 1883 als Varietät von G. Amarella, Pacher und Jabornegg indentificierten sie 1881 z. Th. mit G. Germanica, z. Th. mit G. obtusifolia, Celakovsky zog sie 1890 als Varietät zu seiner G. chloraefolia, Krašan 1896 als solche zu G. Germanica etc.

Betrachten wir diese kurzen Auszüge aus der Geschichte der Systematik einzelner Pflanzen, so fällt uns sofort der fortwährende Wechsel der systematischen Stellung auf. Spricht schon dieser Umstand dafür, dass der morphologische Vergleich allein in diesen Fällen keine bestimmten Ergebnisse liefert, so wird der relativ geringe Wert dieses Vergleiches vollends klar, wenn man sich in die Systematik der betreffenden Gattung vertieft und nun sieht, wie keine einzige der angeführten systematischen Einreihungen den thatsächlichen Verhältnissen auch nur einigermassen entspricht.

Jeder Botaniker weiss, dass die angeführten Beispiele einige der zahlreichen sind, die ich hier hätte anführen können, dass derselbe labile Zustand die Systematik zahlreicher anderer Gattungen kennzeichnet. Dieser fortwährende Wechsel der systematischen Gruppierung Hand in Hand mit den verschiedenen Prinzipien der Nomenklatur hat jenen chaotischen Zustand der heutigen Systematik der Arten hervorgerufen, der für den Fernerstehenden so abschreckend wirkt, der für den Näherstehenden als Beweis dafür gelten muss, dass wir mit den bisher angewendeten Methoden das Auslangen nicht finden können, dass das Suchen nach neuen objektive Resultate zulassenden Methoden eine Notwendigkeit ist.

Ich habe ausgeführt, dass der morphologische Vergleich für die Erkenntnis der verwandtschaftlichen Beziehungen der Pflanzensippen nicht ausreicht, weil der Forscher dabei zu sehr von seiner Schulung, von dem vorhandenen Materiale und den angewendeten Untersuchungsmethoden abhängt.

Ich glaube aber auch mit Recht behaupten zu können, dass der morphologische Vergleich an und für sich Fehlerquellen enthält, die selbst bei sorgfältigster Vermeidung der genannten, auf die Person des Forschers zurückzuführenden Mängel das Gewinnen zweifellos sicherer Resultate kaum zulässt.

Es sei dies bezüglich auf die so häufige Erscheinung der morphologischen Konvergenz hingewiesen. Analoge Lebensbedingungen, analoge Funktionen bewirken bekanntlich analoge Anpassungen der Pflanzen und Pflanzenorgane, die zu so bedeutenden morphologischen Aehnlichkeiten zwischen phylogenetisch grundverschiedenen Pflanzen führen können[1]), dass der Beobachter leicht getäuscht werden kann. Ich will dabei nicht verweilen, dass durch solche Konvergenzerscheinungen ganze grosse Gruppen von Pflanzen lange Zeit ganz falsche Stellungen im Systeme einnahmen[2]), denn einerseits gilt meine Betrachtung in erster Linie den systematischen Einheiten niedersten Ranges, andererseits kann solchen Irrtümern doch immerhin der Vorwurf nicht hinreichenden Vertiefung im Studium gemacht werden. Wenn ich diese Irrtümer hier berühre, so geschieht es deshalb, weil sie den Gedanken nahe legen, wie viele derartige Irrtümer in der Systematik der Arten durch Konvergenz der Merkmale hervorgerufen werden mögen, wenn schon die in dieser Hinsicht viel leichtere Systematik der Gattungen und Familien davor nicht bewahrt ist. In der That lassen sich überall in der Systematik der Arten Irrtümer infolge von Konvergenz-Erscheinungen nachweisen.

Nur ein paar Beispiele:

---

1) Eine instruktive Zusammenstellung solcher konvergierender Parallelformen findet sich bei Briquet, Etudes sur les Cytises des Alpes maritimes, p. 57 ss., 1894.

2) Vgl. die Stellung der Casuarineen, der Globulariaceen, die Stellung roter Chlorophyceen bei den Florideen, die Stellung der Bakterien unter den Pilzen etc. etc.

Ich habe in meiner citierten Abhandlung[1]) schon dargelegt, dass mehrere Arten der Gattung Gentiana aus der Sektion Endotricha die Eigentümlichkeit haben, sich in je zwei Arten zu spalten, in je eine frühblühende Art mit stumpfen Blättern und wenigen verlängerten Stengelinternodien und je eine spätblühende mit spitzen Blättern und zahlreichen kurzen Stengelinternodien. Die analogen Lebensbedingungen aller frühblühenden Formen haben analoge Merkmale, i. e. z. B. stumpfe Stengelblätter, wenige, aber lange Internodien, hervorgerufen. Diese Konvergenz hat aber viele Botaniker dazu verleitet, alle oder wenigstens mehrere dieser Formen als eine Art unter dem Namen G. obtusifolia zusammenzufassen. Aus meinen Untersuchungen geht aber ganz zweifellos hervor, dass dies ganz unrichtig ist, dass es sich da um Formen ganz verschiedener Abstammung handelt, dass in diese G. obtusifolia wesentlich verschiedene Arten und zwar G. antecedens, solstitialis, Norica, praecox und lutescens zusammengeworfen wurden.

Sterneck[2]) hat gezeigt, dass der von mir für Gentiana- und Euphrasia-Arten nachgewiesene Saison-Dimorphismus[3]) auch in der Gattung Alectorolophus vorkommt, dass in Anpassung an die Lebensweise auf unseren Wiesen während des Sommers die meisten Arten in je zwei sich gegliedert haben, von denen die frühblühenden, resp. spätblühenden Arten verschiedenen Ursprunges sich durch Konvergenz mehr ähnlich sehen, als eine frühblühende Art der genetisch zugehörigen spätblühenden Art. So hat sich also beispielsweise A. major s. l. in den frühblühenden A. major (Ehrh.) und den spätblühenden A. serotinus Schönh. gegliedert, A. angustifolius s. l. in den frühblühenden A. lanceolatus (Neilr.) und den spätblühenden

1) Die europ. Arten der Gattung Gentiana aus der Sekt. Endotricha in Denkschriften der Wiener Akad. d. Wissensch., 1896.

2) Oesterr. botan. Zeitschr., Bd. XLV, 1895.

3) Berichte der deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XIII, Heft 7, S. 303.

A. angustifolius (Gmel.). Infolge der Konvergenz der Merkmale wurden bisher fast allgemein A. serotinus und A. angustifolius, also zwei Formen total verschiedener Abstammung für Formen einer Art gehalten.

Zwei phylogenetisch total verschiedene Gentiana-Artgruppen stimmen in dem durch analoge Anpassung entstandenen Merkmale des Vorkommens von gefranzten Schuppen in der Korollenröhre überein; ich meine die um G. glacialis und G. nana sich gruppierenden Arten und jene der Sektion Endotricha. Die Konvergenz in dieser Hinsicht war so gross, dass alle bisherigen Beobachter sich dazu verleiten liessen, die beiden Artengruppen systematisch in eine zu vereinigen (vergl. Wettstein in Oesterr. botan. Zeitschr. 1896).

Wir sehen also, dass Anpassung an analoge Lebensbedingungen bei verschiedenen Pflanzen so analoge Organbildung zur Folge haben kann, dass phylogenetisch wesentlich verschiedene Pflanzen einen hohen Grad von Aehnlichkeit erlangen. Aber auch das Umgekehrte gilt. Es kann vorkommen, dass verschiedenartige Anpassungen bei einer oder bei nächst verwandten Formen Verschiedenheiten hervorrufen, die so gross sind, dass sie die Unterschiede von anderen, viel weniger nahestehenden Formen weitaus übertreffen.

Zum Belege will ich auch hier ein oder das andere Beispiel nennen.

Ende des vorigen Jahrhunderts waren zwei Riccia-Arten bekannt, die man für wesentlich verschieden hielt: R. fluitans L. und R. canaliculata Hoffm. Wer damals Betrachtungen über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Riccia-Arten angestellt hätte, der hätte gewiss die R. canaliculata verschiedenen anderen Arten näher als der R. fluitans gestellt, und doch hat sich seitdem herausgestellt, dass die R. f. nur die Wasserform der R. c. (Landform) ist, was in der späteren Schreibweise R. fluitans

B. canaliculata Lindenb. (Monogr. p. 447) oder R. canaliculata var. fluitans Lindenberg seinen Ausdruck fand.

Die bloss durch den alpinen Standort entstandene Varietät der Gentiana Sturmiana mit einzelnen Blüten hat Willdenow (Spec. plant. I, p. 1346 [1797]) als eigene Art, als G. uniflora aufgestellt, während er unter dem Namen G. Germanica mehrere total verschiedene Arten, u. a. G. Sturmiana zusammenfasste.

Hierher gehören schliesslich auch die Fälle, in denen Individuen derselben Art für verschiedene Arten, sogar für verschiedene Gattungen gehalten wurden, vergl. Tussilago Petasites L. (= zweigeschlechtl. Petasites officinalis) und Tussilago hybrida (= ♀ Petasites officinalis), Antirrhinum Linaria L. (= L. vulgaris) und Peloria pentandra L. etc.

Auch in dieser Hinsicht ist die Systematik der niederen Einheiten des Systems ungünstiger daran, als die der grossen Gruppen. Bei dem Ueberblicken grosser Reihen des Pflanzenreiches sind wir in der Lage, die die ganze Gruppe charakterisierenden morphologischen Eigentümlichkeiten von den durch spezielle Anpassungen bedingten loszulösen und dadurch kann in jenem Falle der morphologische Vergleich allein zu richtiger Erkenntnis phylogenetischer Beziehungen führen. Bei den jüngsten Sippen ist dies nicht möglich, diese unterscheiden sich ja gerade durch spezielle Anpassungen, bei denen es immer schwierig ist, zu entscheiden, welche morphologischen Eigentümlichkeiten auf Rechnung derselben und welche auf die Abstammung zu setzen sind.

Fasse ich das im Vorstehenden über den Wert des morphologischen Vergleiches in descendenztheoretischer Hinsicht Gesagte zusammen, es ergibt sich, dass derselbe an und für sich durchaus nicht immer sichere Resultate ergibt, dass er noch dazu in seiner Anwendung viel zu sehr von subjek-

tiven Verhältnissen des Forschers abhängt, als dass er objektiv gültige Resultate ergeben könnte.

Ich möchte aber bei diesem Ausspruche nicht missverstanden werden. Er ist nicht in dem Sinne aufzufassen, als wenn der morphologische Vergleich wertlos wäre, derselbe wird im Gegenteil stets die Basis jeder Systematik abgeben; das, was die vorstehende Erörterung ergeben hat, ist, dass die vergleichende Morphologie allein nicht dauernd zweifellos richtige Ergebnisse in Bezug auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der Sippen ergibt, sondern dass sie zu diesem Zwecke ergänzt werden muss durch Methoden, die eine objektive Prüfung jener Beziehungen zulassen[1]).

---

1) Wenn Engler (Syllabus, Gr. Ausg., S. VII) erst in jüngster Zeit sagte: „Wir sind daher darauf angewiesen, das System mit Rücksicht auf den anatomischen Bau und die äussere Gliederung der gegenwärtig existierenden Pflanzen und einer geringeren Anzahl gut erhaltener fossiler Formen aufzustellen", so widerspricht meine Auffassung dem nur scheinbar, insofern, als sich die Aeusserung Englers dem ganzen Zusammenhange nach nur auf die grösseren Gruppen des Systemes (Familien, Ordnungen etc.) bezieht. Die Verhältnisse sind überhaupt, je nachdem es sich um die Systematik der grösseren Gruppen des Pflanzenreiches oder um jene der Sippen handelt, ganz wesentlieh verschieden. Die Systematik der grösseren Einheiten des Systemes ist in der angenehmen Lage, dass sie die Entwicklungsgeschichte im Aufbau des Systems vielfach zum Ausdruck bringen kann, dass sie dem morphologischen Vergleiche vielfach den allgemeinen Entwickelungsgang entnehmen kann, sie laboriert an der Schwierigkeit der Anwendung objektiver Methoden. Die Systematik der Sippen muss zumeist auf die Möglichkeit einer klaren Wiedergabe der phylogenetischen Erkenntnisse in der Systematik verzichten, für sie ist der morphologische Vergleich von geringerem Werte, dagegen hat sie, wie ich noch zeigen will, den grossen Vorteil der Anwendbarkeit objektiver Methoden.

III. Die Methoden, welche einen Einblick in die phylogenetischen Beziehungen der Arten ermöglichen. — Die pflanzengeographisch-morphologische Methode.

Die Ueberzeugung, dass der morphologische Vergleich allein — und mag er noch so eingehend und umfassend sein — Aufklärung über die genetischen Beziehungen der Sippen nicht geben kann, hat sich schon vor mehreren Jahrzehnten geltend gemacht. Sie führte zu einer Richtung der Systematik, die in ihren Motiven nur selten richtig beurteilt wurde, die sich an die Namen Jordan und A. Kerner knüpft. Diese Richtung ging von der Anschauung aus, dass gegenüber der fehlerhaften, auch in den vorstehenden Blättern charakterisierten Richtung, welche die Systematik der Arten eingeschlagen hatte, nur ein Mittel der Korrektur übrig bleibe, nämlich zunächst die unbefangene Konstatierung jener Formen, welche infolge des Auftretens markanter Eigentümlichkeiten und der Vererblichkeit derselben als Species aufgefasst werden können. Die Unterscheidung zahlreicher, oft durch unbedeutend erscheinende Merkmale charakterisierter Arten als gleichwertiger systematischer Einheiten ist zweifellos derjenige Weg, auf dem sich zunächst die Möglichkeit der unbefangenen Wiedergabe der Beobachtungen ergiebt[1]). Die Methode ist ehrlich, da

1) Ich räume dabei gerne ein, dass speziell Jordan vielfach in dieser Hinsicht zu weit ging.

sie von einer Pflanze nicht mehr sagt, als man von ihr fürs erste beweisen kann, sie entspricht der induktiven Forschung, da sie zunächst unbefangen das Material feststellt, aus dem erst die Schlüsse gezogen werden sollen.

Wenige Richtungen der Botanik sind aber so oft missverstanden worden, als diese. Einerseits führte sie in den Händen von Botanikern einseitiger Schulung zu kritik- und zwecklosen Beschreibungen ungenügend charakterisierter Formen als Arten (das Extrem dieser Tendenz mag durch Erwähnung des Namens Gandoger gekennzeichnet werden), anderseits wurde die Richtung von vielen Botanikern als ein Rückschritt aufgefasst, da sie scheinbar gegenüber dem Gebrauche der phylogenetischen Formen in der vorhergehenden Zeit durch Verzicht auf diese Formen wissenschaftlich weniger leistete. Nach dem im Vorhergehenden über den geringen Wert jener Formen Gesagten dürfte es aber klar sein, dass in descendenztheoretischer Hinsicht jene Methode keinen Rückschritt bedeutet. Sie leugnet durchaus nicht die Existenz phylogenetischer Beziehungen zwischen den Arten[1]), sie leugnet nicht die Aufgabe der Systematik, diese Beziehungen zum Ausdrucke zu bringen, sie ist nur der Ausdruck der ganz richtigen Anschauung, dass fürs erste nichts anderes übrig bleibt, als objektive Wiedergabe der Beobachtung. Aus diesem Grunde bin auch ich der Anschauung, dass in allen Fällen, in denen, sei es aus Mangel an ausreichendem Materiale, sei es wegen des Fehlens allseitiger Sammlung und Durcharbeitung des Beobachtungsmateriales es nicht möglich ist, sichere Schlüsse bezüglich der Phylogenie der Arten zu ziehen, es am besten ist, zunächst jene Methode anzuwenden und dadurch in objektiver Weise wenigstens einen Fortschritt anzubahnen.

---

1) Der beste Beweis dafür liegt in dem Umstande, dass die beiden Hauptvertreter der Richtung, Jordan und Kerner, zu den Botanikern gehören, welche sich eingehend mit der Frage der Entstehung neuer Arten befassten.

Bevor ich in meinen Betrachtungen weiter gehe, möchte ich an einem einfachen Beispiele zeigen, inwiefern die erwähnte Richtung trotz ihrer scheinbaren Fehler einen Fortschritt bedeutet.

Betrachten wir zu diesem Zwecke zunächst die Bearbeitung einer formenreichen Artengruppe bei einem der gründlichsten Vertreter jener Richtung, welche die phylogenetische Form der Systematik auf Grund ausschliesslich morphologischen Vergleiches zur Anwendung brachte.

A. Neilreich giebt in seiner Flora von Nieder-Oesterreich S. 479 für die in dem genannten und in den benachbarten Florengebieten vorkommenden Formen der Sektion Endotricha der Gattung Gentiana folgende Zusammenstellung:

G. Amarella.

Aendert ab:

α. parviflora,

β. grandiflora,

1. acutifolia,

2. obtusifolia.

Diese Gruppierung macht dem Fernerstehenden den Eindruck, als wenn sie in vorzüglicher Weise ein Bild von dem genetischen Zusammenhange der Formen geben würde, sie bringt gewissermassen zum Ausdrucke, dass ein Typus (G. Amarella) sich in 2 Typen gliederte (parviflora und grandiflora) und dass der zweite wieder in zwei, offenbar jüngsten Formen auftritt. Ich habe in meiner monographischen Bearbeitung der hier in Betracht kommenden Artengruppe wohl den Beweis erbracht, dass dieser Eindruck ganz unberechtigt wäre, da jene Systematik auf Grund morphologischer Abschätzung Pflanzen vereinigt und gemeinsamen Begriffen subsumiert, welche zweifellos verschiedener Abstammung sind.

Ebenso scheinbar macht es gegenüber jener Zusammenstellung den Eindruck eines Rückschrittes, wenn Kerner

und seine Schule ein paar Jahrzehnte später an Stelle der besprochenen Gruppierung die Aufzählung einzelner Sippen gibt, ohne sich über eventuelle genetische Beziehungen zu einander zu äussern, indem aus jener Gruppe für dasselbe Gebiet folgende Arten unterschieden werden[1]: G. Austriaca, G. Sturmiana, G. praecox, G. Amarella, G. Carpathica. In Wirklichkeit bedeutet aber dieser Vorgang einen Fortschritt, er setzt an Stelle eines falschen Resultates die objektive Wiedergabe der Beobachtungen, deren Verwertung die Gewinnung richtiger Resultate ermöglicht.

Aus diesem Grunde betrachte auch ich diese letzterwähnte Art der systematischen Darstellung als die richtige in allen Fällen[2], in denen wir aus irgend einem Grunde zu einem abschliessenden Urteile noch nicht kommen können. Doch erscheint es mir durchaus nicht als nötig, in allen Fällen bei diesem doch immerhin nur provisorischen Zustande der Systematik zu bleiben, ich glaube vielmehr, dass es heute an der Zeit ist, wieder einen Schritt weiter zu gehen und in Verwertung der Erfahrungen der letzten Jahrzehnte den Versuch zu machen, durch Anwendung objektiver Methoden den genetischen Zusammenhang der beobachteten Formen zu erkennen und diese Erkenntnis in der Form des Systemes zum Ausdrucke zu bringen.

Gibt es nun solche Methoden?

Eine derselben zu begründen und ihre Anwendbarkeit zu beweisen, ist der Zweck der folgenden Zeilen:

Die objektiven Methoden, welche sonst der Feststellung der Phylogenie dienen können, Studium der Paläontologie und Ontogenie, lassen uns hier bei Feststellung der Phylogenie

1) Vgl. A. Kerner, Schedae ad flor. exs. Austro-Hung., II, p. 122 ss. VI, p. 55 ss.

2) Vgl. Monographie der Gattung Euphrasia, S. 2.

der Species im Stiche. Erstere vor allem aus dem Grunde, weil fossile Ablagerungen, welche den Werdeprozess der heutigen Sippen in aufeinanderfolgenden Schichten und deren fossilen Einschlüssen verfolgen lassen, im allgemeinen fehlen[1]). Wenn ab und zu der Versuch gemacht wurde, die Entwicklung heute lebender Species phytopalaeontologisch zu erforschen[2]), so stützte sich doch dieser Versuch mehr auf den morphologischen Vergleich der Fossilien verschiedenen Ursprunges als auf den Nachweis der Typen in derselben Ablagerung. Die Fehlerquellen des morphologischen Vergleiches haften daher auch diesen Versuchen an.

Dass das Studium der Ontogenie bei Lösung der hier in Rede stehenden Fragen keine Rolle spielen kann, liegt auf der Hand. Die Verwertung der Entwicklungsgeschichte des Individuums für die phylogenetische Forschung beruht auf dem Umstande, als gewisse Jugendstadien des Organismus der Anpassung an äussere Faktoren entzogen sind, daher längere Zeit in diesen Stadien atavistische Eigentümlichkeiten festgehalten werden können. Gerade dieser Umstand beweist aber, dass dieselben lehrreiche Aufschlüsse über die Phylogenie der grossen Gruppen des Pflanzenreiches, nicht aber solche über jene der die jüngsten Anpassungen darstellenden Species geben können.

Die Möglichkeit der Anwendung objektiver Methoden bei dem Studium des entwicklungsgeschichtlichen Zusammen-

1) Ich denke dabei an Ablagerungen, welche sich etwa mit den durch die zoologischen Ergebnisse berühmt gewordenen von Steinheim in Württemberg (vgl. Hilgendorf, Planorbis multiformis im Steinheimer Süsswasserkalk, 1866, Sandberger, Die Steinheimer Planorbiden, 1873) vergleichen liessen.

2) Vgl. z. B. Saporta, Die Pflanzenwelt vor dem Erscheinen des Menschen (übersetzt von Vogt, 1881), S. 368 ff. — Ettingshausen, C. v., Ueber Castanea vesca und ihre vorweltliche Stammart (Sitzungsber. d. kais. Akad. der Wissensch., Wien 1872), Beiträge zur Erforschung der Phylogenie der Pflanzenarten (Denkschriften der Wiener Akad., 1878 etc.); vgl. auch Drude in Schenk, Handb., III. Bd., 2. Hälfte, S. 206, 1887.

hanges hängt wesentlich von der Erkenntnis der Vorgänge bei dem Entstehen der Arten überhaupt ab. Wissen wir, wie eine Species aus einer zweiten überhaupt entstehen kann, dann werden wir auch im einzelnen Falle aus gewissen äusseren, mit dem Entstehungsmodus zusammenhängenden Anzeichen auf den Ursprung der Art zurückschliessen und die Stammart — wenn sie heute noch existiert — erkennen oder wenigstens konstruieren können.

Ich möchte nicht hier die schon so vielfach und eingehend erörterte Frage nach dem Entstehen der Arten aufrollen; ich hoffe an einer anderen Stelle eingehender auf dieselbe zurückkommen zu können; ich möchte hier nur betonen, dass ich der Ueberzeugung bin, dass die Artbildung auf verschiedenem Wege erfolgen kann. Daraus ergibt sich unmittelbar der Schluss, dass wir verschiedene Methoden für die Erkenntnis der Abstammungsgeschichte der Arten finden werden, dass es auch verschiedene Formen des systematischen Ausdruckes der Abstammung der Arten geben muss.

Nur eine dieser Methoden will ich hier etwas eingehender erörtern, die mit einem besonders häufig vorkommenden Modus der Artbildung im Zusammenhang steht, daher besonders häufig zur Anwendung wird kommen können.

Alle genauen monographischen Untersuchungen polymorpher Formenkreise der letzten Zeit haben gezeigt, dass die innigsten Beziehungen zwischen Formgestaltung, i. e. Artbildung und den Lebensbedingungen, unter denen die Pflanze lebt, besteht. Diese Beziehungen äussern sich darin, dass die der weiteren Ausbildung fähigen Pflanzen den jeweiligen Lebensbedingungen sich anpassen. Ich will es hier — um nicht zu weit abzuschweifen — dahingestellt sein lassen, ob diese Anpassung durch individuelle Variation und Zuchtwahl, durch Kreuzung und Zuchtwahl oder endlich durch korrelativen Zusammenhang zwischen der Organisation der Pflanze

und den umgebenden Lebensbedingungen erfolgt, wenn ich auch, wie ich schon wiederholt betonte[1]), dem letzteren grossen Spielraum einräume.

Die Lebensbedingungen sind nicht nur vielfach zeitlich, sondern insbesondere räumlich in ganz bestimmter Weise geordnet, woraus ohne weiteres sich ergibt, dass die in Anpassung an räumlich bestimmt verteilte Faktoren entstandenen Arten durch analoge räumliche Verbreitung auf ihr Entstehen zurückschliessen lassen müssen.

Betrachten wir zunächst kurz, wie die Verbreitung der Pflanzenarten beschaffen sein müsste, wenn obige Annahme berechtigt ist.

Die Lebensbedingungen der Pflanzen sind — wenn wir dabei zunächst Parasiten und Saprophyten ausser acht lassen — auf der Erde einerseits zonenartig angeordnet, anderseits auf verschieden umgrenzte Gebiete verteilt. Durch Isothermen und Isochimenen, Isogeothermen und Isohyeten etc. werden zonenartig angeordnete Lebensbedingungen begrenzt; die betreffenden Zonen werden in Gebirgen übereinander, in ebenen Gebieten nebeneinander liegen. Selten kommen natürlich solche zonenförmige Regionen gleicher Lebensbedingungen rein zur Geltung, da verschiedene Gestaltungsverhältnisse der Erdoberfläche modifizierend und verändernd wirken. Dazu kommen noch jene durch bestimmte Lebensbedingungen charakterisierten Gebiete, die schon an und für sich zonenartig nicht angeordnet sein könnnen, wie z. B jene mit bestimmten Qualitäten der Bodenbeschaffenheit. Wir werden daher schon im vorhineinein eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit in der Form der Gebiete gleicher Lebensbedingungen, in deren Anordnung und Grösse erwarten können.

---

1) Vgl. Monogr. der Gttg. Euphrasia, S. 42. — Die europ. Arten der Gattung Gentiana, Sect. Endotricha, S. 70 des Sep.-Abdr.

Wie werden nun neu entstehende Arten dieser Gebietsverteilung gegenüber sich verhalten, wenn die Beschaffenheit der äusseren Lebensbedingungen direkt der Anlass für die Neubildung der Form ist? Sie werden in ihrer Verbreitung und Verteilung jener Gebietsverteilung entsprechen.

Ein Beispiel wird dies verständlicher machen.

Denken wir uns eine Art in einem Gebiete mit einförmigen, d. h. im ganzen Areale gleichen[1]) Lebensbedingungen[2]). Solange diese Verhältnisse unverändert bleiben, ist ein Anstoss zu einer Formenbildung nicht gegeben[3]). Anders verhält es sich, wenn in einem Teile des Areals die Lebensbedingungen sich ändern oder wenn die Pflanze sich über die Grenzen des Gebietes hinaus verbreitet und in ein Areal mit anderen[4]) Existenzbedingungen gelangt[5]). Dann wird die Pflanze sich — sobald naturgemäss die Verschiedenheit über jenes Mass hinausgeht, welches die Pflanze durch ihr individuelles Variationsvermögen parallelisieren kann — den neuen Lebensverhältnissen anpassen, d. h. sich ändern müssen; es wird eine neue Art aus ihr entstehen. Da in dem angenommenen Falle die Gebiete mit verschiedenen Lebensbedingungen aneinandergrenzen und sich anschliessen, da sie fast stets durch Uebergangsregionen miteinander verbunden sind, so werden solche durch direkte Anpassung an äussere

---

1) Die Bedingungen brauchen natürlich nicht in jeder Hinsicht gleich zu zu sein; es ist dabei nur jener Teil der äusseren Faktoren gemeint, welcher im Pflanzenleben oder im Leben der betreffenden Art eine Rolle spielt.

2) Der Ausdruck ist hier im weitesten Sinne genommen.

3) Das schliesst allerdings nicht aus, dass in anderer Weise, z. B. durch Hybridisation, individuelle Variation und Auslese neue Formen gebildet werden; das sind aber jene, auf die sich unsere Betrachtung nicht bezieht.

4) „ändern" und „anderen" ist naturgemäss hier nur mit Rücksicht auf den Wert für die Pflanze gemeint.

5) Der vierte denkbare Fall, dass im ganzen Areale die Lebensbedingungen sich ändern, bedarf hier keiner Betrachtung, da es eine Umprägung der Gesamtart zur Folge haben wird, uns aber hier die Neubildung von Arten nur, wenn sie gleichbedeutend mit einer Vermehrung der Artenzahl ist, interessiert.

Verhältnisse entstandene Arten, sofern die Verwandtschaft noch eine sehr nahe ist, mit ihren Verbreitungsgebieten aneinandergrenzen und sich ausschliessen müssen[1]), aber zumeist durch mehr oder minder breite Gebiete mit Uebergangsformen verbunden sein; sie werden sich morphologisch naturgemäss sehr ähnlich, sie werden nur graduell verschieden sein[2]).

Führen wir nun unser zwar hypothetisches, aber überall in Tausenden von Fällen zutreffendes Bespiel weiter.

Die geschilderten Vorgänge können sich wiederholen, es werden ganze Gruppen von Arten entstehen, deren Areale reihenweise nebeneinander liegen oder ineinander geschachtelt sind. Die Arten, deren Areale weiter auseinander liegen, werden in weiterem Verwandtschaftsverhältniss zu einander stehen, sie werden schon wesentlichere Verschiedenheiten aufweisen können. Ihre Areale werden durch einen Zwischenraum getrennt sein, in dem entweder die Areale anderer nächst verwandter Arten sich ausschliessend liegen oder — wenn so grosse Veränderungen erfolgten, dass in diesem Gebiete die Vertreter des Typus ganz aussterben mussten — Formen der betreffenden Artengruppe ganz fehlen. Der erstere Fall ist mit dem früher erwähnten in seinen systematischen Konsequenzen gleichbedeutend und

---

1) Damit ist natürlich nicht gesagt, dass die Areale weit auseinanderliegen müssen, die Areale können (z. B. bei Anpassung an Bodenverschiedenheiten) innerhalb desselben Gebietes, je in verschiedene kleine Bezirke aufgelöst, nebeneinander liegen (vgl. z. B. das Verhalten vieler kalk- und kieselbewohnender Repräsantivspecies in den Alpen zu einander).

2) Eine Ausnahme wird nur in jenen Fällen eintreten, in denen das Vorhandensein besonders wirksamer Verbreitungsmittel ein sprungweises Wandern aus einem Gebiete in ein davon weit entfernt liegendes herbeigeführt, oder wenn durch grosse Veränderungen auf der Erdoberfläche das Areale der Stammart in kurzer Zeit zerstückt wird; dann werden die Areale sich ausschliessen, aber nicht aneinandergrenzen, solche Fälle werden aber bei kritischer Betrachtung unschwer zu erkennen sein.

stellt nur eine Fortführung desselben dar, der zweite charakterisiert ein weiteres Stadium in der Ausgliederung neuer Arten. Es ist aber hier noch ein dritter Fall möglich, nämlich der, dass die Anpassung der am weitesten auseinander liegenden Arten eine schon so verschiedenartige geworden ist, dass beide in demselben Gebiete nebeneinander ihre Existenzbedingungen finden, dass also die eine Art, in das Areal der anderen gelangt, neben ihr vorkommen kann[1]). Es ergibt sich daher, dass Pflanzenarten von weiterer Verwandtschaft in Arealen vorkommen, die durch mehr oder minder grosse Gebiete getrennt sind oder aber in denselben Gebieten leben können; sie weichen naturgemäss durch grössere morphologische Unterschiede voneinander ab und sind im allgemeinen nicht durch nicht-hybride Uebergänge miteinander verbunden.

Die zwei genannten, aus dem angenommenen Beispiel abgeleiteten Hauptsätze müssen in allen Fällen gelten, in denen Artbildung durch direkte Anpassung oder durch Variation mit Auslese durch Klima und Boden stattfindet. In der That bestätigen alle monographischen Bearbeitungen polymorpher Pflanzengruppen, welche tiefer in die Systematik der Species eindrangen, die Allgemeingültigkeit derselben[1]). Sie haben, wenn sie auch nicht unter den hier

1) Ein Beispiel soll dies erläutern. Nehmen wir ein Gebiet mit feuchten und trockenen Standorten an und eine feuchtigkeitliebende Pflanzenart. Im Areale wird sie nur an den feuchten Standorten vorkommen können, da eine sprungweise Adaption an den trockenen Standort nicht möglich ist. Nun nehmen wir an, die Art verbreite sich über benachbarte Gebiete von immer grösser werdender Trockenheit; es wird eine Reihe graduell voneinander abweichender, immer mehr an trockenes Klima angepasster neuer Formen entstehen, bis es schliesslich zu einem Typus kommen kann, der zufällig in das Areale der den Ausgangspunkt bildenden Art gelangt, neben ihr in demselben Areal an den trockenen Standorten seine Existenzbedingungen findet.

2) Vgl. z. B. Briquet, Etudes sur les Cytises des Alpes maritimes 1894. — Buchenan, Monographia Iuncacearum, p. 51/52 (1890). — Engler,

vertretenen Gesichtspunkten ausgearbeitet wurden, deutlich gezeigt, dass in fast jeder Gattung nicht wenige Sippen existieren, welche strenge gegenseitige Vertretung in benachbarten Gebieten mit grosser morphologischer Aehnlichkeit verbinden, daher grosse Verwandtschaft mutmassen lassen, dass ferner stets unter gleichen äusseren Standorts-Bedingungen in demselben Gebiete vorkommende Sippen auch morphologisch sich als weniger verwandt erweisen.

Die beiden gewonnenen Hauptsätze geben uns also ein vorzügliches objektives Mittel an die Hand, um aus der Fülle der in einem polymorphen Formenkreise zu konstatierenden Sippen jene herauszufinden, welche nächste Verwandtschaft und gemeinsamen Ursprung besitzen und gerade die Konstatierung dieser Formen ist im hohen Masse wichtig, da die Beziehungen der Sippen geringerer Verwandtschaft infolge der ausgeprägteren morphologischen Eigentümlichkeiten ohnedies leichter zu eruieren sind. In welcher Weise die beiden Erfahrungssätze praktisch verwertet werden können, soll im nächsten Abschnitt gezeigt werden.

Die Verwertung dieser beiden Erkenntnisse ist aber keineswegs die einzige Anwendung, welche eine Berücksichtigung der geographischen und morphologischen Verhältnisse ergibt, in manchen Gebieten lässt sie eine Fest-

---

Monographie der Gattung Saxifraga, 1895. — Fritsch, K., Ueber einige Orobus-Arten und ihre geogr. Verbreitung (Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1895). — Ginzberger, Ueber einige Lathyrus-Arten der Sekt. Enlathyrus (a. a. O., 1896). — Conti, Classification et distribution geogr. des espèce Europ. du genre Matthiola (Bull. de l'herb. Boiss., 1897). — Murbeck, Studien über Gentianen aus der Gruppe Endotricha (Act. hort. Berg. II, No. 3, 1892). — Sterneck, J., Beitr. zur Kenntn. der Gattung Alectorolophus (Oesterr. bot. Zeitschr., 1894). — Wettstein, Monogr. der Gattung Euphrasia, 1896. — Die europ. Arten der Gattung Gentiana aus der Sekt. Endotricha (Denkschr. der Wiener Akad., 1897). — Widmer, Die europ. Arten der Gattung Primula, 1891, insbes. bezüglich der Sippen der Rufiglandulae, S. 44 ff. u. der Cartilagineo-marginatae, S. 68 ff. — Stapf, Die Arten der Gattung Ephedra (Denkschr. d. Wiener Akad., 1889) u. a.

stellung der Phylogenie in viel weiterem Ausmasse zu. Es gilt dies in erster Linie von Europa. Wir kennen nicht bloss die Geschichte der Pflanzenwelt Europas während der letzten Epochen der Erdentwicklung genau, sondern wir wissen, dass hier der jüngsten Epoche ein Ereignis vorausging, das in der Pflanzenwelt deutlichst seine Spuren hinterliess. Ich meine die unter dem Namen der Eiszeit zusammengefassten Phänomene. Von einem grossen Teile Europas wissen wir, dass durch die Eiszeiten der Flora der vorangegangenen Tertiärzeit ein Ende gemacht wurde, so dass erst in relativ junger Zeit eine vollständige Neubesiedelung mit Pflanzen erfolgte; wir wissen, in welchen Teilen Europas Pflanzen der Tertiärzeit sich während der Eiszeit erhalten konnten, wir wissen, welche klimatischen Verhältnisse während der einzelnen Abschnitte der Eiszeit und nach derselben eintraten[1]). Es lässt sich daher fast für jede Pflanze mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit angeben, ob sie als ein Relikt der tertiären Flora desselben Gebietes anzusehen ist, oder woher und zu welcher Zeit ihre Einwanderung erfolgt sein kann oder ob sie endlich an Ort und Stelle entstand.

Im allgemeinen werden sich also zwei Kategorien von Sippen der europäischen Flora unterscheinen lassen, einerseits Sippen, die in gleicher Form schon vor der Eiszeit existierten, die entweder dieselbe in Europa überdauerten oder nach Ablauf der Eiszeit in unveränderter Form einwanderten, es sind dies die älteren Sippen, — anderseits

1) Vgl. Naegeli u. Peter, Die Hieracien Mitteleuropas, S. 65 ff. — Engler, Versuche einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt seit der Tertiärzeit, 1879. — Kerner, Studien über die Flora der Diluvialzeit in den Alpen (Sitzungsber. d. Wiener Akad., 1888). — Penck, Die Vergletscherung der deutschen Alpen, 1882. — Nehring, Ueber Steppen und Tundren der Jetzt- und Vorzeit, 1890. — Wettstein, Die fossile Flora der Höttinger Breccie (Denkschr. der Wiener Akad., 1892). — Picea Omorica, Eine monogr. Studie. (Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1891.) — Andersson, Die Geschichte der Vegetation Schwedens (Englers Jahrb., 1896, S. 433) etc.

Sippen, welche erst nach Eintritt oder Ablauf der Eiszeit hier entstanden sind, jüngere Sippen. In die letztere Kategorie werden alle zählen, deren heutige Verbreitung noch genau die Verhältnisse ihres Entstehens wiederspiegeln, da durch die Eiszeit notwendigerweise eine Störung dieser klaren Verhältnisse eingetreten wäre, wenn die Entstehung dieser Formen auf die Zeit vor Eintritt der ersten Glacialperiode zurückzudatieren wäre. Wenn wir also Sippen finden, welche bei grosser morphologischer Aehnlichkeit durch scharfen Ausschluss ihrer Areale und durch morphologische Zwischenformen sich nach dem früher Gesagten als jüngste Sippen erweisen, so können wir annehmen, dass es sich um Typen handelt, welche nach Ablauf der Eiszeit entstanden sind; ihre Stammformen, sowie ihr Entwicklungsgang werden sich mit hoher Wahrscheinlichkeit aus der Geschichte des betreffenden Gebietes während der Diluvialzeit im Zusammenhalte mit dem morphologischen Bau enträtseln lassen.

Für die älteren Sippen werden wir wenigstens vielfach die Richtung ihres Vordringens in Europa feststellen können, was bei Beachtung der morphologischen Momente wenigstens in manchen Fällen noch weitere Rückschlüsse zulassen wird.

Dass die Verwertung aller dieser Erfahrungen bei Feststellung der Geschichte der Sippen durchaus nicht leicht ist, gebe ich gerne zu. Die komplizierte Verteilung der Lebensbedingungen in den einzelnen Gebieten, nachträgliche Veränderung der Sippen-Areale durch klimatische Schwankungen verschiedenster Ursachen werden in vielen Fällen, insbesondere bei stark polymorphen Formenkreisen, den Einblick wesentlich erschweren und doch bin ich nach den gemachten Erfahrungen überzeugt, dass eine entsprechende Vertiefung auch in vielen, im ersten Momente unentwirrbaren Fällen Klarheit schaffen wird — vielleicht mit Ausnahme einzelner Gruppen, deren Formengliederung so weit

geht, dass deren vollständige Enträtselung die Grenze menschlicher Kraft überschreitet (Hieracium, Rosa). Ein Misserfolg in solchen Fällen vermag nicht den Wert der Methode in Frage zu stellen.

Die Anwendung der geographisch-morphologischen Methode bei der Betrachtung polymorpher Formenkreise Europas wird uns mithin in die Lage versetzen, folgendes festzustellen: Wir werden aus dem gegenseitigen Ausschlusse der Sippen-Areale bei grosser morphologischer Aehnlichkeit und der Existenz nicht-hybrider Zwischenformen auf Sippen schliessen können, welche aus gemeinsamen Stammformen in jüngster Zeit (zumeist nach der Eiszeit) entstanden sind; wir werden ferner aus dem geographischen und morphologischen Verhalten jene Sippen erkennen können, deren Existenz weiter zurückdatiert und auf diese Weie zunächst Arten zweier Kategorien (Species und Subspecies) **objektiv** unterscheiden können. Von dem Entstehen der Subspecies, von den Wanderungen der Species in posttertiärer Zeit, werden wir uns eine klare Vorstellung bilden können[1]).

Für die Phylogenie der Species in vortertiärer und

---

1) Ich betone ausdrücklich, dass damit natürlich noch nicht die ganze systematische Einteilung der Sippen geordnet ist. Zunächst giebt es (vgl. S. 29) Modalitäten der Artbildung, welche ihren Ausdruck in der geographischen Verbreitung nicht finden (z. B. Artbildung durch Hybridisation, Asyngamie, Saisondimorphismus etc.); in diesen Fällen wird es aber auch nicht schwer sein, jüngere als Subspecies aufzufassende Sippen von älteren, Speciesrang einnehmenden zu unterscheiden. — Unterabteilungen der Subspecies (= Racen [Focke], Abarten [Drude]) bilden die „Varietäten", d. s. Formabänderungen, welche individuell durch äussere Einflüsse hervorgerufen werden und nicht erblich sind (Var. aquatica, umbrosa, ericetorum etc.), ferner „Formen", d. h. individuelle, weder nachweisbar durch äussere Einflüsse, noch durch Anpassungen hervorgerufene, oft vererbliche Variationen (Blütenfarben, Blattformen u. dgl.). — In nomenklatorischer Hinsicht sind natürlich Species und Subspecies gleich zu behandeln.

tertiärer Zeit werden wohl in manchen Fällen aus der geographischen Verbreitung und den morphologischen Beziehungen Anhaltspunkte zu schöpfen sein, wir werden aber diesbezüglich zu objektiven Resultaten nicht kommen und darum wohl auch weitere Abstufungen der Species am besten nicht mehr vornehmen. Dagegen werden die in jenen Gebieten, welche unter dem direkten Einflusse der letzten grossen Vereisung standen, gemachten Erfahrungen auch manchmal Anwendung auf die Pflanzenwelt anderer Gebiete finden können.

Dieses Ergebnis der in den vorstehenden Zeilen dargelegten Methode wird manchem gering erscheinen und doch möchte ich glauben, dass es nicht zu unterschätzen ist. Wie ich schon früher sagte (vergl. auch die S. 10 citierte Aeusserung Briquet's), dürfen wir gar nicht erwarten, dass wir je mit höherem Grade von Gewissheit den ganzen Stammbaum der heute lebenden Sippen enträtseln können, alles, was wir anstreben und erwarten können, ist die Feststellung gewisser phylogenetisch zusammengehöriger Gruppen, also — um einen bildlichen Ausdruck zu gebrauchen — die Konstatierung der Zweigspitzen des Stammbaumes mit ihren letzten Aesten. Darüber hinaus werden wir wohl stets auf dem schwankenden Boden der Theorie stehen. Gerade aber die Möglichkeit einer exakten Feststellung der letzten Verzweigungen des Stammbaumes ist von grösster Wichtigkeit, denn erstens sind gerade die jüngsten Formen diejenigen, welche bei ihren schwach ausgeprägten Charakteren am meisten Spielraum dem persönlichen Ermessen des Systematikers einräumen und daher die Systematik zu einer schwankenden und wechselnden machen und zweitens lässt gerade ein klarer Einblick in die Phylogenie der jüngsten Formen jene allgemeinen Gesetze ableiten, nach denen das Werden der Pflanzenwelt überhaupt erfolgte, mithin eines der wichtigsten allgemeinen Ziele der Systematik erreichen.

Bevor ich schliesslich daran gehe, die praktische Verwertbarkeit der im Vorstehenden skizzierten Erfahrungen zu zeigen, möchte ich noch kurz derjenigen Botaniker gedenken, welche schon früher meines Wissens ähnliche Ideen vertraten.

Den ersten Versuch, aus der Verbreitung der einzelnen Formen einer Artengruppe auf die Geschichte derselben zurückzuschliessen, sehe ich in einer wenig gekannten Abhandlung D. Sturs, Beiträge zu einer Monographie des Genus Astrantia (Sitzungsber. d. math. naturw. Kl. der Akademie der Wissenschaften in Wien, XL. Bd., 1860).

Moritz Wagner hat die hier in Betracht kommenden zoo- und pflanzengeographischen Thatsachen mit voller Klarheit gekannt und hat auf sie seine „Migrationstheorie“ basiert[1]). Dass diese Theorie in ihren wesentlichsten Momenten nicht haltbar ist, ist klar, doch gebührt ihrem Urheber das unzweifelhafte Verdienst, die hier besprochenen Thatsachen in ihrer Wichtigkeit erkannt zu haben. Nahezu gleichzeitig hat Kerner mit Bestimmtheit die Forderung aufgestellt, dass die geographisehe Verbreitung der Sippen zur Erkenntnis ihrer Entstehung herangezogen werde[2]). Wenn der von ihm diesbezüglich gemachte Versuch auch nicht allseits befriedigende und durchwegs dauernde Resultate ergab[3]), so liegt die Schuld nicht an der Fragestellung, sondern an dem den damaligen Zeitverhältnissen entsprechend noch in zu geringem Ausmasse vorliegenden Materiale. Dasselbe gilt von einem analogen Versuch Zimmeters[4]).

---

1) Die Darwinsche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen, Leipzig 1868. — Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. Gesammelte Aufsätze, Basel 1889.

2) Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden. Ein Beitrag zur Lehre von der Entstehung und Verbreitung der Arten, gestützt auf die verwandtschaftl. Verhältnisse, geographische Verbreitung und Geschichte der Cytisus-Arten aus dem Stamme Tubocytisus. Innsbruck 1868.

3) Vgl. Briquet, Etudes sur les Cytises des Alpes maritimes, 1894.

4) Verwandtschaftsverhältnisse u. geographische Verbreitung der in Europa einheimischen Arten der Gattung Aquilegia, 1875.

Aus neuester Zeit möchte ich insbesondere Drude und Murbeck als Forscher nennen, welche entweder die Bedeutung der Richtung erkannten[1]) oder selbst sie mit Erfolg zur Anwendung brachten[2]).

Karten, welche die geographische Verbreitung der Arten darstellen, sind vielen Monographien beigegeben, doch sind dieselben nur selten für die Systematik verwertet, meist erscheinen sie mir mehr als eine übliche und hübsche Beigabe, als zu einem bestimmten Zwecke angefertigt.

---

1) Drude in Schenk Handbuch, III. Bd., 2. Teil, S. 206 ff., 1887.
2) Murbeck in Acta hort. Bergiani, II, No. 3 (1892).

IV. Die Anwendung der pflanzengeographisch-morphologischen Methode in der Systematik der Arten.

In dem vorangehenden Abschnitte habe ich die Prinzipien darzulegen versucht, von denen die Verwertung der Pflanzengeographie für Zwecke der Systematik der Arten ausgeht, habe ich die Resultate angegeben, welche in dieser Hinsicht überhaupt erreichbar sind. Besser noch als diese allgemeinen Deduktionen dürfte die Vorführung einzelner Beispiele geeignet sein, eine Vorstellung davon zu geben, wie sich in der Praxis die Verwertung der als richtig erkannten Prinzipien gestalten wird. Obwohl schon seit Jahren[1]) von der Berechtigung der pflanzengeographisch-morphologischen Richtung überzeugt, wage ich es doch erst jetzt, mit vollem Nachdruck für die Anwendung derselben einzutreten, nachdem ich durch eine Reihe nicht in letzter Linie zu diesem Zwecke unternommener monographischer Bearbeitungen objektive Beweise für die Berechtigung meiner Ueberzeugung erbracht zu haben glaube. Man wird es bei dieser Sachlage begreiflich finden, wenn ich die hier vorzuführenden Beispiele meinen eigenen Arbeiten entlehne.

---

1) Vgl. Wettstein, R. v., Die Flora der Balkanhalbinsel und deren Bedeutung für die Geschichte der Pflanzenwelt. Schriften des wissensch. Klubs in Wien, 1892. — Die gegenwärtigen Aufgaben der systematischen Botanik. Prag 1893. — Die geograph. und systematische Anordnung der Pflanzenarten. (Verh. der Gesellsch. deutscher Naturf. u. Aerzte. Nürnberg 1893).

Die Anwendung der geographisch-morphologischen Methode bei dem Versuche der systematischen Klarstellung einer polymorphen Artengruppe wird in folgender Weise geschehen. Die erste Aufgabe wird stets die möglichst unbefangene Konstatierung der zu beobachtenden Sippen, die Ausscheidung der direkt durch äussere Einflüsse entstehenden erblich nicht konstanten Varietäten im Wege des Experimentes und der Beobachtung im Freien, die Ausscheidung unbedeutender, zwar erblich constanter aber auf nebensächliche individuelle Variationen zurückführbarer Formen, die Feststellung der geographischen Verbreitung der einzelnen Sippen mit Zuhilfenahme eines möglichst umfassenden Materiales sein. Ein morphologischer Vergleich der unterschiedenen Sippen wird alsbald zur Erkenntnis gewisser zweifellos zusammengehörender Gruppen von solchen führen. Die Gesamtverbreitung dieser Sippengruppen, das Verhalten der Sippenareale zu einander, deren Form und Grösse wird nun in vielen Fällen bei Beachtung der im vorstehenden Kapitel erläuterten allgemeinen Erfahrungen zu ungezwungenen Anschauungen über die genetischen Beziehungen der Sippen zu einander, über deren systematische Wertigkeit führen. Dabei werden die bei verschiedenen Artengruppen gemachten Erfahrungen vielfach orientierend und kontrollierend mitwirken können.

Nie wird aber — und das möchte ich hier ausdrücklichst hervorheben — die Benutzung der geographisch-morphologischen Methode zur Schablone ausarten dürfen, stets wird jeder einzelne Fall mit grösster Objektivität und Beachtung aller Faktoren beurteilt werden müssen. Vor allem wird es notwendig sein, in allen Fällen, in denen sich eine ungezwungene Erklärung der phylogenetischen Beziehungen der Sippen nicht ergibt, von einem Erklärungsversuche vorläufig überhaupt abzusehen, um nicht auf diese Weise abermals Resultate von zweifelhaftem Werte in der Systematik zum Ausdruck zu bringen und dieselbe dadurch noch weiterhin zu verwirren.

Von den vorzuführenden Beispielen sei das eine meiner monographischen Bearbeitung der Sektion Endotricha der Gattung Gentiana, das zweite meiner Monographie der Gattung Euphrasia entnommen.

A. Die europäischen Arten der Gattung **Gentiana**; Sectio **Endotricha**[1]).

Die Formen der in der Ueberschrift genannten Gattungsgruppe sind seit langer Zeit bekannt wegen der Schwierigkeit ihrer Systematik. Tüchtige Systematiker, wie Froelich, Grisebach, F. W. Schmidt, Nees von Esenbeck, Willdenow haben sich mit ihr beschäftigt, ohne auch nur einigermassen zu Resultaten gelangt zu sein, die uns befriedigen könnten, wenn wir von dem Systeme Aufklärung über den genetischen Zusammenhang der Formen verlangen. Gerade dieser Umstand schien mir diese Artengruppe zur Erprobung des Wertes der von mir besprochenen Methode sehr geeignet zu machen.

Ich zähle in nachstehendem die Sippen der genannten Artengruppe in einer ihren morphologischen Beziehungen halbwegs entsprechenden Reihenfolge auf und sehe von einer Charakterisierung der Sippen ab, diesbezüglich der Kürze halber auf meine citierte Monographie verweisend:

Gentiana crispata Vis.
— hypericifolia (Murb.) Wettst.
— campestris L.
— Baltica Murb.
— Neapolitana (Froel.) Wettst.
— calycina (Koch) Wettst.
— pilosa Wettst.
— Norica A. et J. Kern.

---

1) Vgl. Wettstein, R., Die europäischen Arten der Gattung Gentiana, Sect. Endotricha und ihr entwicklungsgeschichtlicher Zusammenhang. (Denkschr. der Akad. d. Wissensch. Wien 1896).

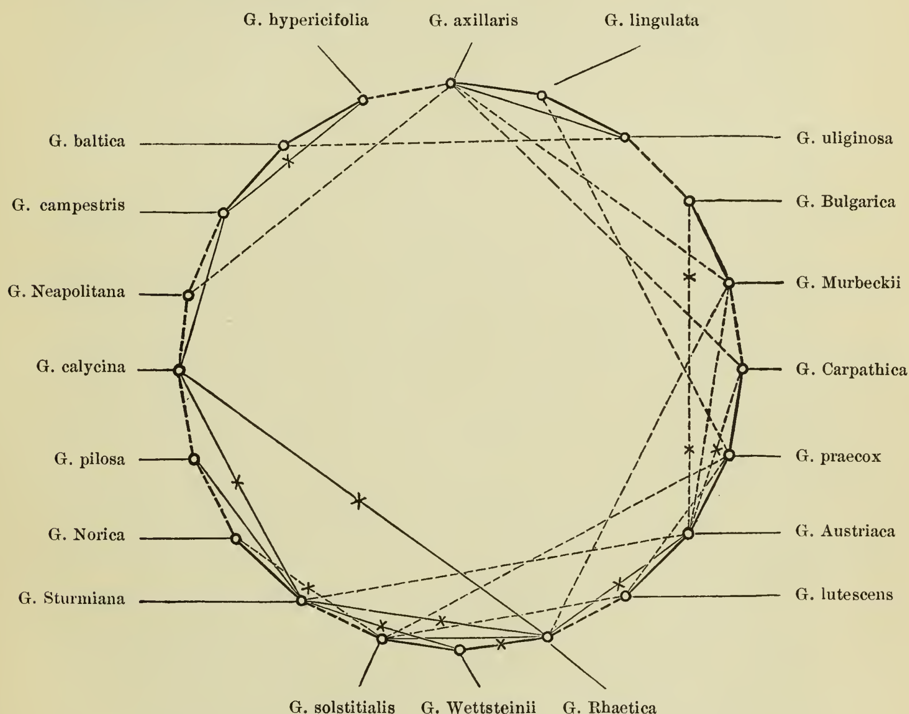
Gentiana Sturmiana A. et J. Kern.
— solstitialis Wettst.
— Wettsteinii Murb.
— Rhaetica A. et J. Kern.
— lutescens Velen.
— Austriaca A. et J. Kern.
— praecox A. et J. Kern.
— Carpathica Wettst.
— Murbeckii Wettst.
— Bulgarica Velen.
— Caucasea Curt.
— uliginosa Willd.
— lingulata Ag.
— axillaris Schm.

Bei der weiteren Besprechung sehe ich von G. crispata und G. Caucasea ab, weil dieselben morphologisch von allen anderen so verschieden sind, dass wir schon aus diesen Gründen auf ihre weit zurückreichende selbständige Entwicklung schliessen können.

Einen Ueberblick über die morphologischen Beziehungen der Sippen ergibt das nachstehende Schema, in dem ich deutliche morphologische Beziehungen durch ununterbrochene Linien (———), weniger deutliche durch unterbrochene Linien (— — — —), die Existenz von Zwischenformen durch Kreuze (×) bezeichnete.

Alle Versuche, aus diesem Wirrwarr von Formen und Bezeichnungen den richtigen Weg zur Erkenntnis des genetischen Zusammenhanges auf Grund des Vergleiches zu finden, scheitern. Solche Versuche haben die genannten Forscher, jeder in seiner Art, gemacht, und das Resultat ist, dass wir zu einer vollständig verwirrenden und unbefriedigenden Systematik kamen, dass jeder Beobachter den einzelnen Sippen eine andere Stellung im Systeme einräumte, dass es bis vor kurzem unmöglich war, mit einem gewissen Grade von Sicherheit von einer Sippe ihre Beziehungen zu

anderen anzugeben. Die Versuche, auf Grund des morphologischen Vergleiches allein zu einem natürlichen Systeme zu kommen, gleichen dem bekannten Spiele, das aus einzelnen Steinchen ein Gesamtbild zusammensetzt, wenn eine grosse Anzahl von Steinchen, sowie das Vorbild fehlt. Wir erkennen wohl die Zusammengehörigkeit einzelner Steinchen, wir werden bei geübter Phantasie grössere Stücke des Bildes zusammensetzen können, zu einem befriedigenden Ergebnis gelangen wir aber nicht.



Versuchen wir es, zu einem Ziele mit Anwendung der geographisch-morphologischen Methode zu gelangen, und tragen wir zunächst zu diesem Zwecke die Areale der aufgezählten Sippen in eine Karte ein, so erhalten wir das Bild, das uns Karte I darbietet.

Wir gelangen zunächst zu demselben chaotischen Eindrucke, den uns früher der morphologische Vergleich geboten hat, dasselbe Bild, das die geographischen Karten so vieler Monographien darbieten. Nun versuche ich es, die Karte in mehrere Karten auseinander zu legen, indem ich diejenigen Areale in eine Karte eintrage, welche sich begrenzend ausschliessen. Ich erhalte auf diese Weise die drei Karten II bis IV. Der Effekt ist ein überraschender; wir finden, dass auf jeder Karte nur solche Arten verzeichnet sind, die nahe morphologische Beziehungen zu einander aufweisen, vielfach solche, zwischen denen morphologische Uebergänge existieren[1]). Es liegt die Deutung nahe, dass wir es hier mit drei Gruppen von Arten zu thun haben, von denen jede nur Formen enthält, die in Anpassung an benachbarte Gebiete mit verschiedenen Lebensbedingungen entstanden. In manchen Fällen sind wir sogar in der Lage, ohne weiteres einzelne dieser Lebensbedingungen zu erkennen (vergl. z. B. bezüglich G. Baltica und campestris den klimatischen Unterschied zwischen den Ebenen Mitteleuropas einerseits, den Gebirgen Mittel- und Nordeuropas andererseits, bezüglich G. Sturmiana, Rhaetica, calycina den Unterschied zwischen den nördlichen Kalk-, den Central- und den südlichen Kalkalpen).

Damit ist ein wesentlicher Schritt vorwärts gethan; wir können unsere Betrachtung vereinfachen, indem wir jede Gruppe für sich vornehmen.

Gruppe 1. (Vergl. Karte II.) Diese umfasst G. hypericifolia, campestris und G. Baltica, drei morphologisch sich sehr nahe stehende Sippen, die im Kelchbaue von allen anderen wesentlich abweichen[2]) und höchstens zu G. calycina und G. Neapolitana Beziehungen aufweisen.

---

1) Eine Ausnahme macht die in Karte II mit aufgenommene crispata, die ich bei der folgenden Betrachtung zunächst weglasse.

2) Kelch tetramer, zwei Zipfel sehr breit und die anderen deckend, zwei Zipfel sehr schmal.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass wir es hier mit drei Typen gemeinsamen Ursprunges zu thun haben, die in Anpassung an drei klimatisch[1]) verschiedene Gebiete aus einem Typus entstanden sind. Da diese Gliederung noch heute eine ganz scharfe ist, insofern als die Areale geschlossen sind und sich ausschliessen, muss angenommen werden, dass die klimatischen Differenzen, welche die Gliederung veranlassten, heute noch vorhanden sind, dass daher die Ausbildung der drei Sippen in jüngster, jedenfalls in postglacialer Zeit erfolgte. Die morphologischen Beziehungen der drei Arten zu einander, die Existenz nichthybrider Zwischenformen in den Grenzgebieten spricht für die Richtigkeit jener Annahme, besonders aber der Umstand, als wir bis zu einer gewissen Grenze imstande sind, die Ursache jener Artbildung zu erkennen. G. Baltica ist einjährig und gehört den Niederungen Mitteleuropas an, G. campestris und hypericifolia sind zweijährig und finden sich in den höheren Gebirgen Mittel- und Südeuropas, sowie im Norden. G. Baltica findet in seinem Areale die Lebensbedingungen, um in einem Jahre bis zur Fruchtreife zu gelangen; G. campestris und hypericifolia können dieselbe erst im zweiten Jahre erreichen. Klimatisch ist ferner das unter dem Einflusse der feuchten Westwinde stehende Areal der G. hypericifolia wesentlich von dem Verbreitungsgebiete der G. campestris verschieden.

Es bleibt nur noch die Frage offen, woher der ursprüngliche Typus stammte. Dabei kann nach der Form des Gesamtareales und dem Fehlen verwandter Typen im Osten nur der Norden oder Süden Europas in Betracht kommen. Dem Norden ursprünglich einheimische Typen pflegen circumpolar eine weite Verbreitung zu besitzen oder wenigstens in einzelnen Abschnitten des cirkumpolaren Gebietes durch nahe verwandte Arten vertreten zu sein. Beides

1) Der Ausdruck „Klima“ ist natürlich hier im weitesten Sinne genommen.

ist bei den hier in Rede stehenden Arten nicht der Fall. Ferner sind die ihnen unter den übrigen Gentianen am nächsten stehenden Formen G. Neapolitana und G. heterosepala; erstere ist südeuropäisch, letztere nordamerikanisch; sie finden sich also in Gebieten, in denen heute noch Typen vorkommen, die der europäischen Tertiärflora angehörten. Dies spricht dafür, dass der Typus der mitteleuropäischen Tertiärflora nicht fehlte. Im Süden Europas dürfte er die Eiszeit überdauert haben, um sich nach dem Ende derselben nordwärts auszubreiten. Hierbei dürfte sich zunächst G. hypericifolia, sodann G. Baltica ausgegliedert haben.

Wir kommen somit in Bezug auf die Gruppe 1. zu einer in jeder Hinsicht befriedigenden Auffassung, die sich leicht in systematische Form kleiden lässt. Belege ich die Stammart mit dem ältesten der in Betracht kommenden Namen in erweitertem Sinne und bezeichne ich als Subspecies die jüngeren Arten, so lautet das systematische Ergebnis der vorstehenden Erörterung[1]):

Species 1: G. campestris s. l.
Subspecies:
1. G. hypericifolia (Murb.)
2. G. campestris L.[2])
3. G. Baltica Murb.

Gruppe 2. (Vgl. Karte III.) Dieselbe umfasst G. calycina, pilosa, Norica, Sturmiana, solstitialis, Wettsteinii, Rhaetica, lutescens, Austriaca, praecox, Carpathica, Murbeckii, Bulgarica. Von diesen stehen sich einige Formen paarweise morphologisch sehr nahe, nemlich G. Norica und Sturmiana, solstitialis und Wettsteinii, solstitialis und Rhaetica, lutescens und Austriaca, praecox und Carpathica. Ich habe in meiner mehrfach

1) Da ich hier der Kürze halber mich auf die systematischen Details der Artengruppe nicht einlassen konnte, verweise ich bezüglich solcher auf meine Monographie und insbesondere auch auf die ganz vorzügliche, früher citierte Arbeit Murbeck's.

2) Ueber eine weitere noch jüngere Gliederung vgl. meine Monographie S. 13 ff.

citierten Monographie nachgewiesen, dass diese Artenpaare aus je einer Art, die ich G. Sturmiana, Wettsteinii, Rhaetica, Austriaca und praecox s. l. nannte, in Anpassung an zeitlich getrennte Faktoren entstanden sind. Es kommen daher für eine weitere Betrachtung G. calycina, pilosa, Sturmiana, Wettsteinii, Rhaetica, Austriaca, praecox, Murbeckii, Bulgarica in Betracht. Wenn wir von der wegen ihres ganz lokalen Auftretens weniger beachtenswerten, einer sicheren Deutung derzeit noch nicht zugänglichen G. pilosa absehen, so finden wir bei Betrachtung der die Areale dieser Sippen darstellenden Karte, dass mit einer einzigen, noch weiterhin näher zu besprechenden Ausnahme alle Sippen Areale bewohnen, die sich streng ausschliessen. Ziehen wir [1]) die unläugbar grosse morphologische Uebereinstimmung aller dieser Arten in Betracht, ferner den Umstand, dass an den Grenzen der Areale vielfach nichthybride Zwischenformen, respektive Uebergangsformen existieren, so kann man wohl zu keiner anderen Vorstellung gelangen, als zu der, dass es sich auch hier um Abkömmlinge eines relativ alten Typus handelt, der sich, entsprechend den klimatisch verschiedenen Gebieten im Bereiche und Umkreise der Alpen, in zahlreiche jüngere Typen gliederte. Dass auch in diesem Falle der Ursprung der ganzen Gruppe ein südlicher ist, daran dürfte kaum zu zweifeln sein. Dafür spricht: 1. Dass die der Gruppe zweifellos zunächst stehenden Formen G. Neapolitana und G. Biebersteinii dem südlichen Teile des Areales der ganzen Sektion angehören; 2. dass diejenige Art der ganzen Gruppe, welche morphologisch am ehesten intermediär zwischen allen anderen genannt werden kann und infolgedessen der mutmasslichen Stammart am ähnlichsten sein könnte, nämlich G. calycina die südlichste ist; 3. dass keine einzige der Arten heute in Nordeuropa verbreitet ist; 4. dass das Gesamtareal der Gruppe in ganz typischer Weise

1) Vgl. meine Monographie S. 64.

jene Form besitzt, wie sie sich bei Pflanzen findet, die im Süden Europas in einem ost-westlich gestreckten Areale die Eiszeiten überdauerten und nachträglich sich wieder ausbreiteten. Nehmen wir aber den Ursprung der ganzen Artengruppe als einen südlichen an, dann erklärt sich manches andere leicht. Die Stammart der ganzen Gruppe mag schon am Ende der Tertiärzeit am Südabfalle der Alpen — als eine einheitliche Form oder in mehrere gegliedert[1]) — existiert haben. Während der Eiszeiten war das Areal im Bereiche der Alpen naturgemäss sehr reduziert, erweiterte sich aber nach Süden. Nach Ablauf der Glacialperiode rückte das ganze Areal wieder nach Norden vor, im Süden isolierte Vorkommnisse (G. Bulgarica, G. calycina in Italien) zurücklassend und während des Vorrückens nach Norden den neuen Gebieten entsprechend sich geographisch gliedernd. Zunächst mag wohl die Verbreitung im Umkreise der Alpen erfolgt sein. Nach Osten hin gliederten sich aus und verbreiteten sich G. Austriaca und G. praecox s. l., nach Westen G. Wettsteinii, nach Norden G. Sturmiana, am Südabfalle der Alpen breitete sich G. calycina aus. Erst später dürfte die Centralkette der Alpen besiedelt worden sein; es bildete sich G. Rhaetica und G. Murbeckii[2]). Die äusseren Ursachen mancher dieser Ausgliederungen sind zum Teil verständlich. In den Alpen entspricht die Aufeinanderfolge der Areale der G. calycina, Rhaetica und Sturmiana der Aufeinanderfolge der südlichen Kalk-, der Central- und nördlichen Kalkalpen; die nördliche Ausstrahlung der G. Sturmiana deutet wohl auf eine süd-nördliche

1) Letzteres liesse sich vielleicht aus dem relativ bedeutenden Unterschiede, der zwischen den östlichen Formen (G. Austriaca, praecox, Bulgarica mit abgerundeten Kelchbuchten) und den westlichen (G. Wettsteinii, Sturmiana, calycina mit spitzen Kelchbuchten) besteht, ableiten.

2) Letztere war vielleicht schon früher da, erlangte aber erst dann weitere Verbreitung. Ich möchte dies aus ihrer auf ein höheres Alter hindeutenden Aehnlichkeit mit G. Bulgarica schliessen.

Wanderung; G. Austriaca und G. praecox kennzeichnen den unter dem Einflusse des pontischen Klimas stehenden Teil des Gesamtareales.

Bei der hier angenommenen Art der Ausgliederung der Formen erscheint G. Wettsteinii s. l. einerseits als nordwestliches, G. praecox s. l. als nordöstliches Endglied der ganzen Entwicklungsreihe, sie sind in Bezug auf die verwandtschaftlichen Beziehungen sich am entferntesten. Sie verhalten sich nun in einer Hinsicht ausserordentlich instruktiv. Dass in Anpassung an benachbarte, klimatisch verschiedene Gebiete aus derselben Grundform entstandene Formen sich geographisch ausschliessen, ist uns bekannt; ebenso, dass sich phylogenetisch weniger nahe stehende Formen ganz oder teilweise im gleichen Gebiete vorkommen können. Und so sehen wir denn auch bei den hier in Rede stehenden Sippen die zunächst verwandten sich geographisch streng ausschliessen, nur bei den verwandtschaftlich am weitesten voneinander entfernten Sippen G. Wettsteinii und G. praecox ein teilweises Uebereinandergreifen der Areale. G. Wettsteinii bei ihrer Wanderung von West nach Ost, G. praecox bei ihrer Wanderung von Ost nach West haben im nördlichen Böhmen und in den angrenzenden Ländern zum Teil dasselbe Areal occupiert.

Auch in diesem Falle ergiebt somit die geographische Betrachtungsweise einen ganz klaren systematischen Ausdruck für die phylogenetischen Beziehungen. Ich fasse wieder die gemeinsame, jedenfalls auf die Zeit vor Eintritt der Glacialperiode zurückreichende Stammart als Art höheren Ranges auf, der ich aber in diesem Falle aus den in meiner Monographie S. 65 (373) angegebenen Gründen einen neuen Namen, G. polymorpha, geben musste; ihr unterordne ich die jüngeren Species als Subspecies[1]).

---

1) Ueber die weitere Gliederung der Subspecies vgl. meine monographische Bearbeitung, S. 69.

Species 2: G. polymorpha Wettst.

Subspecies:
1. G. calycina (Koch)
2. G. pilosa Wettst.
3. G. Sturmiana s. l.
4. G. Wettsteinii s. l.
5. G. Rhaetica s. l.
6. G. Murbeckii Wettst.
7. G. Austriaca s. l.
8. G. praecox s. l.
9. G. Bulgarica Vel.

Gruppe 3. (Vergl. Karte IV.) Dieser Gruppe gehören die Arten G. axillaris Schm., lingulata Ag. und uliginosa Willd. an. Dass G. lingulata und axillaris als allerjüngste in Anpassung an zeitlich getrennte Faktoren aus einer Stammart hervorgegangene Arten aufzufassen sind, habe ich a. a. O. S. 65 (373) gezeigt. Es verbleiben daher für die Betrachtung G. uliginosa und die jene beide Arten zusammenfassende G. Amarella L. Die in Karte IV eingetragenen Verbreitungsgebiete derselben zeigen eine ganz überraschende Analogie mit der aus Karte II zu entnehmenden Verbreitung der G. campestris und G. Baltica; die Analogie wird um so klarer, wenn man in Betracht zieht, dass G. campestris durch genau dasselbe Merkmal von G. Baltica sich unterscheidet, wie G. Amarella von G. uliginosa. G. Baltica und G. uliginosa sind nämlich annuell, die beiden anderen Arten bienn. Wir können ebenso aus dieser Analogie, wie aus dem geographischen Verhalten an und für sich den Schluss ziehen, dass G. Amarella und G. uliginosa in ganz analoger Weise wie jene beiden Arten in Anpassung an räumlich getrennte Existenzbedingungen in jüngster Zeit aus derselben Stammart entstanden sind, die ich als G. Amarella s. l. bezeichnen will. Während aber für die Gruppe 1 der Ursprung dieser Stammart als ein südlicher sich ergab, ist er in diesem Falle zweifellos ein nördlicher, Für einen solchen spricht: 1. die weite Verbreitung des Typus in ost-westlicher Richtung im arktischen Gebiete; 2. die Vertretung der G. Amarella im arktischen

und subarktischen Asien und Nordamerika durch morphologisch sehr nahe stehende Arten (G. Ajanensis Murb. und G. acuta Mchx.), 3. die im Vergleich mit der ost-westlichen Verbreitung sehr geringe Ausdehnung des Areales in südlicher Richtung. Auch die geringe Blütengrösse, welche gerade die Arten dieser Gruppe charakterisiert, spricht für nordischen Ursprung[1]). Ich möchte also für die genannten Arten der Gruppe 3 folgende Geschichte annehmen: Der Typus war schon frühe in circumpolarer Richtung verbreitet. Mit der Eiszeit wanderte der im Norden Europas verbreitete Vertreter des Typus, G. Amarella s. l., nach Süden, wo er sich nach Ablauf der Eiszeiten in dem Gebiete, auf das sich direkt der Einfluss derselben geltend machte, erhielt, sich seither geographisch in der angegebenen Weise gliedernd.

Abermals gelangen wir mithin zu einem klaren systematischen Ausdruck, welcher lautet:

Species 3 G. Amarella s. l.

Subspecies: { G. Amarella L.[2])
G. uliginosa Willd.

Der Formenkreis der europäischen Gentianen aus der Sektion Endotricha, der uns anfangs den Eindruck eines Chaos machte, hat sich mithin durch Anwendung der geographisch-morphologischen Methode wesentlich geklärt. Wir können die heute zu beobachtenden Sippen — wenn wir zunächst von den drei morphologisch und geographisch ganz isoliert stehenden Formen G. Neapolitana, G. crispata und G. Caucasea absehen — auf drei Stammtypen zurückführen, die Gesamtheit derselben mithin, um systematisch zu sprechen, als jüngere Species (Subspecies) drei Species höheren Ranges unterordnen. Von den drei erwähnten, von der Betrachtung hier ausgeschlossenen Sippen können wir aus verschiedenen Gründen[3]) annehmen,

1) Vgl. Monographie der Gattung Euphrasia, S. 34.
2) Ueber weitere Gliederung dieser Subsp. vgl. Monogr., S. 69.
3) Vgl. Monographie, S. 61 (369), 63 (371), 63 (373).

dass sie ungegliedert ziemlich weit, jedenfalls in präglaciale Zeit zurückreichen, so dass also die Gesamtheit der heute lebenden Sippen auf sechs Typen oder ältere Species zurückzuführen ist.

Fasse ich die Resultate der vorstehenden Erörterungen zusammen und ergänze ich sie durch die bezüglich der Bildung von Arten in Anpassung an seitlich getrennte Faktoren gewonnenen und a. a. O.[1]) mitgeteilten Resultate — auf die ich hier nicht näher eingehe, weil sie eine jener Modalitäten der Artbildung betreffen, die geographisch nicht zum Ausdruck kommen (vergl. S. 29) — so ergibt sich für die europäischen Arten der Sektion Endotricha der Gattung Gentiana folgendes natürliches System:

Species (Arten)	Subspecies (Unterarten)
I. 1. Gentiana crispata Vis.	
II. Gentiana campestris s. l.	2. G. hypericifolia (Murb.) Wettst. 3. G. campestris L. 4. G. Baltica Murb.
III. 5. G. Neapolitana Froel.	
IV. G. polymorpha Wettst.	6. G. calycina (Koch) Wettst. 7. G. pilosa Wettst. 8. G. Norica A. et J. Kern. 9. G. Sturmiana A. et J. Kern. 10. G. solstitialis Wettst. 11. G. Wettsteinii Murb. 12. G. Rhaetica A. et J. Kern. 13. G. lutescens Vel. 14. G. Austriaca A. et J. Kern. 15. G. praecox A. et J. Kern. 16. G. Carpathica Wettst. 17. G. Murbeckii Wettst. 18. G. Bulgarica Velen.
V. 19. G. Caucasea Curt.	
VI. G. Amarella L. . . .	20. G. lingulata Ag. 21. G. axillaris Schm. 22. G. uliginora Willd[2]).

1) Vgl. a. a. O., S. 69 (377).

2) Man könnte auch noch das verschiedene Alter der Subspecies ausdrücken wollen, da die in Anpassung an geographisch verteilte Faktoren ent-

Ich habe die feste Ueberzeugung, dass dieses System den natürlichen Verhältnissen soweit nahe kommt, als wir dies derzeit von einem System überhaupt verlangen können.

B. Gattung **Euphrasia**, Sectio **Eneuphrasia**, Subsectio **Semicalcaratae**[1]).

Ich wähle aus der grossen Zahl der Arten der Gattung Euphrasia eine Gruppe von Arten aus, die mir besonders instruktiv erscheint. Innerhalb der im Titel bezeichneten Subsektion der Gattung findet sich eine Reihe von Arten, die durch nichtdrüsige Behaarung der Blätter und Kelche, durch verhältnismässig grosse Blüten, durch scharfzähnige Brakteen, gewimperte Kapseln von den anderen Arten unterschieden sind und — sofern wir uns an den morphologischen Vergleich halten — als eine zusammengehörige Artgruppe

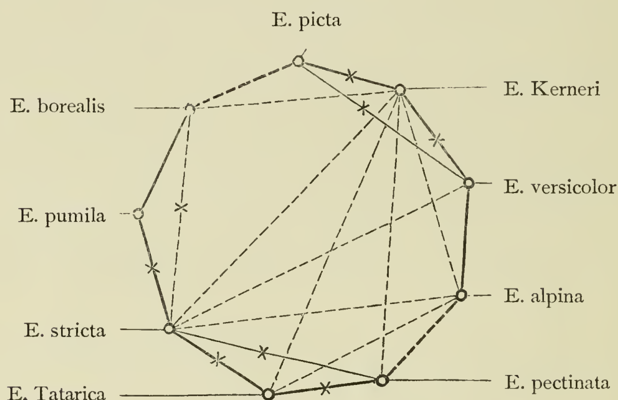
---

standenen Arten wohl älter als die saisondimorphen sind; ich halte dies zwar für nicht nötig, da alle Artabstufungen im Systeme unmöglich ausgedrückt werden können, doch will ich immerhin andeuten, wie sich in jenem Falle das System gestalten würde. Species IV erhielt z. B. folgende Gliederung:

Species	Subspecies I. Ranges	Subspecies II. Ranges
IV. G. polymorpha W.	6. G. calycina (Koch) W.	
	7. G. pilosa W.	
	G. Sturmiana s. l. . .	8. G. Norica Kern.
		9. G. Sturmiana Kern.
	G. Wettsteinii s. l. . .	10. G. solstitialis W.
		11. G. Wettsteinii Murb.,
	G. Rhaetica s. l. . .	10. G. solititialis W.
		12. G. Rhaetica Kern.
	G. Austriaca s. l. . .	13. G. lutescens Vel.
		14. G. Austriaca Kern.
	G. praecox s. l. . . .	15. G. praecox Kern.
		16 G. Carpathica W.
	17. G. Murbeckii W.	
	18. G. Bulgarica Vel.	

1) Ueber alle hier nicht berührten Details vgl. meine Monographie der Gattung Euphrasia. 1896.

aufgefasst werden kann. Es sind dies — wenn ich mich auf die europäischen Arten beschränke — E. pectinata Ten., E. Tatarica Fisch., E. stricta Host, E. pumila Kern., E. borealis (Towns.), E. picta Wimm., E. versicolor Kern., E. Kerneri Wettst., E. alpina Lam. Ich will zunächst, analog wie bei dem früher besprochenen Beispiele, die morphologischen Beziehungen der einzelnen Arten zu einander schematisch darstellen[1]).



Versuchen wir es, durch Abschätzen der morphologischen Beziehungen zu einer naturgemässen Einteilung zu gelangen — und ich habe dies ja seiner Zeit gerade so wie andere Botaniker versucht — so ergibt sich kein sicheres Resultat. Kaleidoskopartig lassen sich die verschiedensten Einteilungen gewinnen, die nach mehrfacher Hinsicht befriedigen, die aber doch auch erhebliche Einwände zulassen. Derartige Ergebnisse waren ja auch die, zu welchen die bisherige Systematik der Gattung gelangte, welche die Gattung zu einer der schwierigsten machten. Ich schreite daher zur Anwendung der geographisch-morphologischen Methode. Die Eintragung der Areale in eine Karte ergibt fürs erste auch

1) Ueber die Bedeutung der verschiedenen Arten von Verbindungsstrichen vgl. S. 44.

kein klares Bild. (Vergl. Karte V.) Anders gestaltet sich aber die Sache sofort, wenn ich die Karte in zwei Karten zerlege, deren jede die sich ausschliessenden Areale enthält, wie solche die diesen Zeilen beigegebenen Karten VI und VII darstellen. Betrachtet man nun die zwei Artreihen, die man auf diese Weise erhält, so findet man sofort, dass jeder der beiden Karten eine morphologisch gut charakterisierte Artengruppe entspricht; die in Karte VII behandelten Formen sind grossblütig, sie haben eine ganz bestimmte Art des Bestäubungsvorganges und demgemäss bestimmte morphologische Eigentümlichkeiten im Blütenbaue [1]); andere Merkmale verbinden die in Karte VI eingetragenen Arten [2]). Wir sind daher berechtigt, die beiden Artenreihen getrennt zu behandeln.

Gruppe 1. (Vgl. Karte VI). Hierher zählen E. pectinata, E. Tatarica, E. stricta, E. borealis und E. pumila; fünf Sippen, die durch graduelle Merkmale voneinander geschieden sind, zwischen denen nichthybride Zwischenformen existieren. Spricht schon dieser Umstand für sehr nahe genetische Beziehungen zwischen den Sippen, so werden letztere evident bei Betrachtung der sich streng ausschliessenden Areale. Wenn letzteres bezüglich der E. pumila und E. stricta aus der Karte nicht zu entnehmen ist, so liegt die Ursache darin, dass hier das Ausschliessen in vertikaler Richtung erfolgt. Wir können nicht daran zweifeln, dass wir es hier mit Arten zu thun haben, die aus gemeinsamer Stammart in jüngster Zeit in Anpassung an klimatisch verschiedene Gebiete entstanden sind. Sogar die Ursachen der Artbildung sind dem Verständnisse näher gerückt, wenn wir in Betracht ziehen, dass E. pectinata dem mediterranen, E. Tatarica dem pontischen, E. stricta dem baltischen, E. pumila dem alpinen Florengebiete angehört, während E. borealis sich unter den eigentümlichen klimatischen Verhältnissen des Nordens von Grossbrittannien ausbildete.

---

1) Corollenröhre sich im Verlaufe der Anthese bedeutend verlängernd.

2) Corollenröhre sich im Verlaufe der Anthese nicht verlängernd.

Eine weitere Frage ist die: wo nahm die Stammart ihren Ursprung? Es ist kaum daran zu zweifeln, dass die ganze Artengruppe ihre Ausgliederung erst nach Ablauf der letzten posttertiären Eiszeit erfuhr, wohl aber schon im Tertiär in Europa vertreten war; die grosse Verbreitung in ost-westlicher Richtung von der Westküste Europas bis zur Ostküste Asiens spricht dafür. Ein so weites Areal kann die Artengruppe unmöglich in jüngster Zeit erlangt haben, sie muss weit zurückreichen. Wenn dem so ist, dann hat aber das Gesamtareal während der Eiszeit wohl eine Zurückdrängung auf das südliche Europa erfahren und dort war in postglacialer Zeit für Europa der Ausgangspunkt für alle seither gebildeten Formen. Die mutmassliche Stammart dürfte mithin der E. pectinata oder E. Tatarica, speciell der letzteren am nächsten gestanden sein.

In vollständig ungezwungener Weise ergibt sich mithin für die Arten der 1. Gruppe eine Entwicklungsgeschichte, die sich folgendermassen systematisch ausdrücken lässt[1]):

Species 1: E. pectinata s.l.
Subspecies:
- E. pectinata Ten.
- E. Tatarica Fisch.
- E. stricta Host[2])
- E. pumila Kern.
- E. borealis (Towns.)

Gruppe 2. (Vgl. Karte VII.) Der zweiten Gruppe gehören an: E. alpina, E. picta, E. Kerneri und E. versicolor; wieder Arten, die morphologisch sich sehr nahe stehen, deren Areale sich ausschliessen. E. alpina gehört den südwestlichen Alpen und Pyrenäen an, E. versicolor den östlichen Centralalpen, E. picta den nördlichen und

1) Auch hier wähle ich für die mutmassliche Stammart den ältesten Namen unter sämtlichen in Betracht kommenden u. zwar im erweiterten Sinne („s. l.").

2) Gleichwie bei Gentiana trat auch hier bei einzelnen Arten, speziell bei E. stricta später noch eine weitere Gliederung in Anpassung an zeitlich geschiedene Faktoren ein; vgl. Monographie S. 60.

südlichen Kalkalpen, ferner den Karpathen und den westlichen Ausläufern derselben, während das Areal der E. Kerneri die diesen vorgelagerten Niederungen umfasst. Beachten wir weiterhin die Existenz nichthybrider Uebergangsformen, so können wir nicht darüber im Zweifel sein, dass es sich auch hier um Formen handelt, die aus einem Typus in Anpassung an verschiedene Lebensbedingungen hervorgingen. Bezüglich E. versicolor und E. picta, sowie E. Kerneri haben wir sogar Anhaltspunkte für die Beurteilung der klimatischen Unterschiede. Dass die Ausgliederung und Verbreitung hier insbesondere in postglacialer Zeit erfolgte, geht schon aus dem Umstande hervor, dass die meisten Sippen in ihrem Vorkommen auf die Höhen der Alpen beschränkt sind.

Von den genannten Arten stehen sich E. versicolor, picta und Kerneri morphologisch wesentlich näher als der E. alpina; während zwischen jenen Zwischen- respektive Uebergangsformen häufig sind, sind mir solche zwischen E. alpina und den anderen nicht bekannt geworden. Ich möchte da her annehmen, dass die Entstehung der E. alpina etwas früher erfolgte, als die der anderen Arten, etwa gleichzeitig mit der Ausbildung der Stammart jener drei, wofür wieder der Umstand spricht, dass das Areal der E. alpina ungefähr an das Gesamtareal der drei anderen Arten grenzt, ohne es auch nur teilweise zu decken. Dass der Ausgangspunkt der ganzen Gruppe ein südlicher ist, geht schon daraus hervor, dass der Typus dem Norden vollständig fehlt.

Den morphologischen und geographischen Thatsachen trägt daher folgende Annahme vollständig Rechnung:

Als Relikt der Tertiärzeit fand sich in Südeuropa in postglacialer Zeit ein Typus, der sich in zwei Formen gliederte, in eine westliche: E. alpina und in eine östliche: E. picta s. l. Erstere blieb weiterhin ungegliedert, letztere gliederte sich gelegentlich des Vordringens nach Norden in drei geographisch getrennte Formen: E. Kerneri, picta

und versicolor. Der systematische Ausdruck dieser Anschauung ist[1]):

Species 2: E. alpina Lam.
Species 3: E. picta s.l.

Subspecies: { E. picta Wimm.
E. versicolor Kern.
E. Kerneri Wettst.

Für die ganze hier in Betracht gezogene Artengruppe der Gattung Euphrasia, in die wir auf morphologischer Grundlage unmöglich einen phylogenetischen Einblick erhielten, erhalten wir mithin auf geographisch-morphologischer Basis folgendes, nach meiner innigsten Ueberzeugung richtiges System[2]):

Species (Arten)	Subspecies (Unterarten)
I. E. pectinata s. l.	1. E. pectinata Ten.
	2. E. Tatarica Fisch.
	3. E. stricta Host
	4. E. Suecica Murb. et Wettst.[3])
	5. E. pumila Kern.
	6. E. borealis (Towns.) Wettst.
II. 7. E. alpina Lam.	
III. E. picta s. l. . .	8. E. picta Wimm.
	9. E. versicolor Kern.
	10. E. Kerneri Wettst.

Ich beschränke mich hier auf die ausführliche Besprechung zweier Beispiele, die wohl erkennen lassen werden, wie ich mir die Anwendung der pflanzengeographisch-morphologischen Methode für die Systematik der Arten vor-

---

1) Eine andere Form, die im wesentlichen dasselbe sagt, wäre:
Species: E. alpina s. l.
Subspecies I. Ranges. { E. alpina Lam.
E. picta s. l. Subsp. II. Rang.: { E. picta Wimm.
E. versicolor Kern.
E. Kerneri W.

2) Vgl. auch Oesterr. botan. Zeitschr. 1896, No. 11.

3) E. Suecica ist eine durch Anpassung an zeitlich getrennte Faktoren entstandene Parallelform zu E. stricta; vgl. Monographie S. 297.

stelle, die wohl auch einen Beweis für die Anwendbarkeit der Methode überhaupt erbringen werden. Bezüglich weiterer Beispiele verweise ich auf meine mehrfach citierten Arbeiten.

Ich schliesse in der Hoffnung, dass die vorstehenden Zeilen zur Anwendung der in ihnen besprochenen Methode anregen werden, wodurch die Methode selbst eine weitere Ausgestaltung erfahren wird, wodurch aber auch meiner Ueberzeugung nach ein Fortschritt auf dem Gebiete der Systematik angebahnt werden kann.

Erklärung der Karten.

Karte I. Verbreitung der europäischen Arten der Gattung Gentiana Sect. Endotricha.

1 = G. campestris L.
2 = G. Baltica Murb.
3 = G. hypericifolia (Murb.)
4 = G. crispata Vis.
5 = G. Wettsteinii Murb.
6 = G. Sturmiana Kern.
7 = G. Murbeckii Wettst.
8 = G. Rhaetica Kern.
9 = G. calycina (Koch)
10 = G. Austriaca Kern.
11 = G. Carpathica Wettst.
12 = G. Bulgarica Vel.
13 = G. axillaris Schm.
14 = G. uliginosa Willd.

Karte II. Aus Karte I erscheinen hier die Areale von drei einander morphologisch sehr nahe stehenden Arten herausgezeichnet.

1 = G. campestris L.
2 = G. Baltica Murb.
3 = G. hypericifolia (Murb.)

Ueberdies erscheint hier das Areal von G. crispata Vis. (4) eingezeichnet.

Anm. Verbindungslinien und unsichere Grenzen sind durch unterbrochene Linien gekennzeichnet.

Karte III. Aus Karte I erscheinen hier die Areale von acht einander morphologiseh sehr nahe stehenden Arten herausgezeichnet.

1 = G. Wettsteinii Murb.
2 = G. Sturmiana Kern.
3 = G. Murbeckii Wettst.
4 = G. Rhaetica Kern.
5 = G. calycina (Koch)
6 = G. Austriaca Kern.
7 = G. Carpathica Wettst.
8 = G. Bulgarica Vel.

Anm. Verbindungslinien und unsichere Grenzen sind durch unterbrochene Linien gekennzeichnet.

Einzelne ganz isolierte, sowie unsichere Standorte wurden nicht berücksichtigt.

Karte IV. Aus Karte I erscheinen hier die Areale der beiden sich morphologisch sehr nahe stehenden Arten G. axillaris Schm. (1) und G. uliginosa Willd. (2) herausgezeichnet. Vgl. die Anm. bei Karte III.

Karte V. Verbreitung der europäischen Arten der Gattung Euphrasia aus der Gruppe der Semicalcaratae mit grossen Blüten und drüsenlosen Blättern.

1 = E. Tatarica Fisch.
2 = E. pectinata Ten.
3 = E. stricta Host.
4 = E. borealis (Towns.)
5 = E. Kerneri Wettst.
6 = E. picta Wimm.
7 = E. alpina Lam.
8 = E. versicolor Kern.

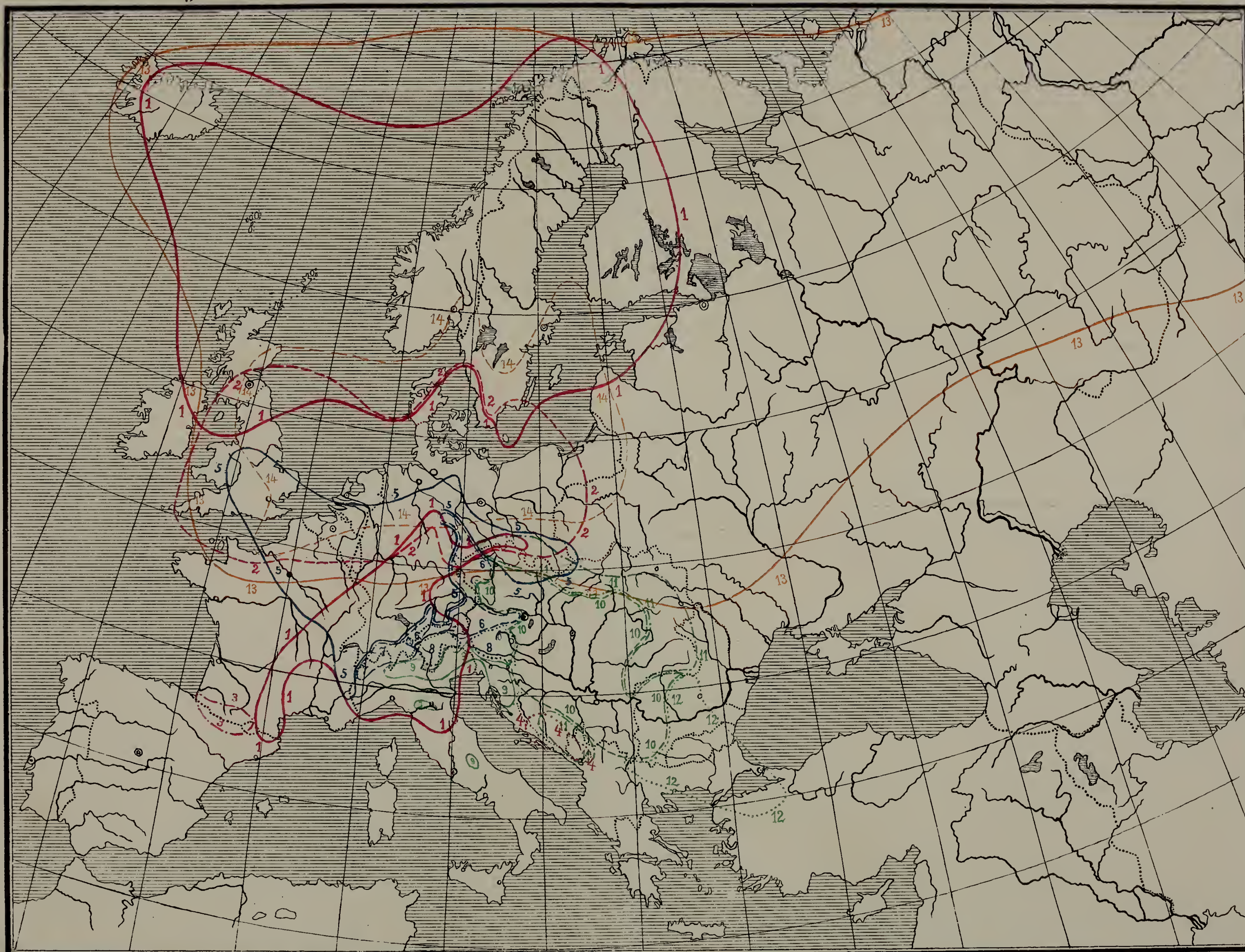
Karte VI. Aus Karte V erscheinen hier die Areale von vier einander morphologisch sehr nahe stehenden Arten herausgezeichnet.

1 = E. Tatarica Fisch.
2 = E. pectinata Ten.

3 = E. stricta Host.
4 = E. borealis (Towns.)
Anm. Isolierte Vorkommnisse wurden in der Karte nicht berücksichtigt.

Karte VII. Aus der Karte V erscheinen hier die Areale von vier einander morphologisch sehr nahe stehenden Arten herausgezeichnet.

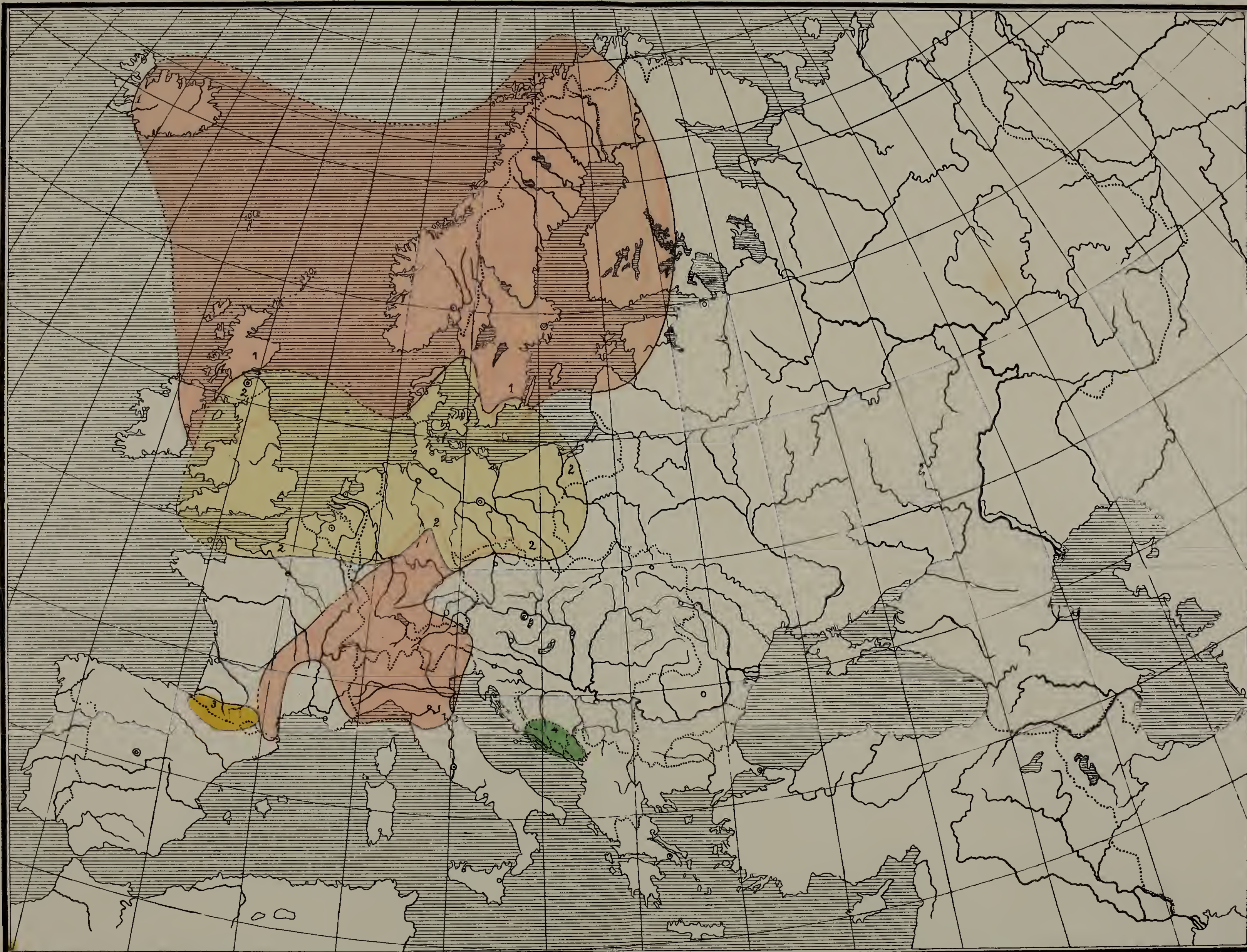
1 = E. Kerneri Wettst.
2 = E. picta Wimm.
3 = E. alpina Lam.
4 = E. versicolor Kern.
Vgl. die Anm. bei Karte VI.



Verlag v Gustav Fischer in Jena

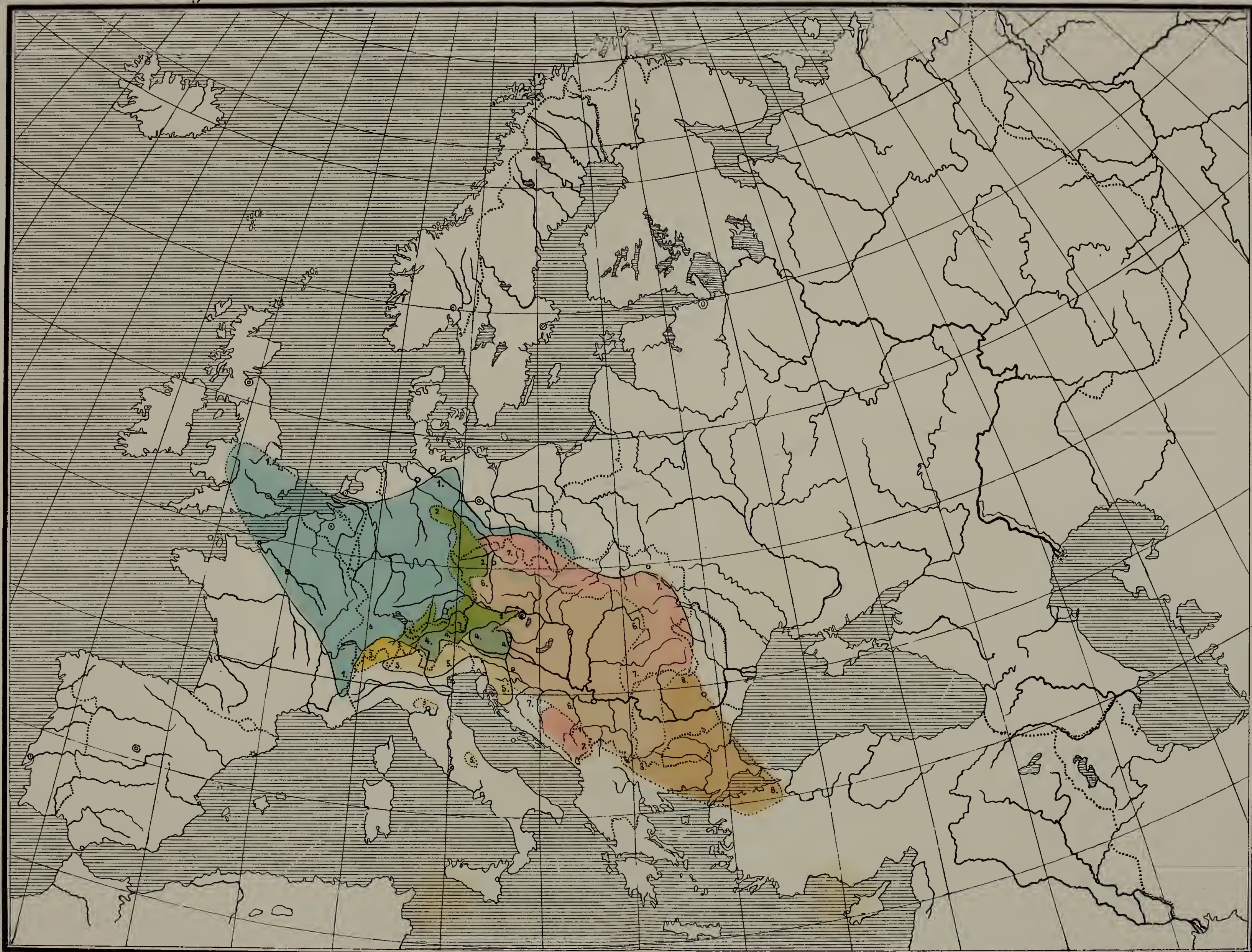
Lith Anst v G. Müller Jena.

1 Gentiana campestris L.
2 — G. Baltica Murb.
3 — G. hypericifolia (Murb.)
4 — G. crispata Vis.
5 Gentiana Wettsteinii Murb.
6 — Sturmiana Kern.
7 — Murbeckii Wettst.
8 — Rhaetica Kern.
9 Gentiana calycina (Koch.)
10 — Austriaca Kern.
11 — Carpathica Wettst.
12 — Bulgarica Velen.
13 Gentiana axillaris Schm.
14 — uliginosa Willd.

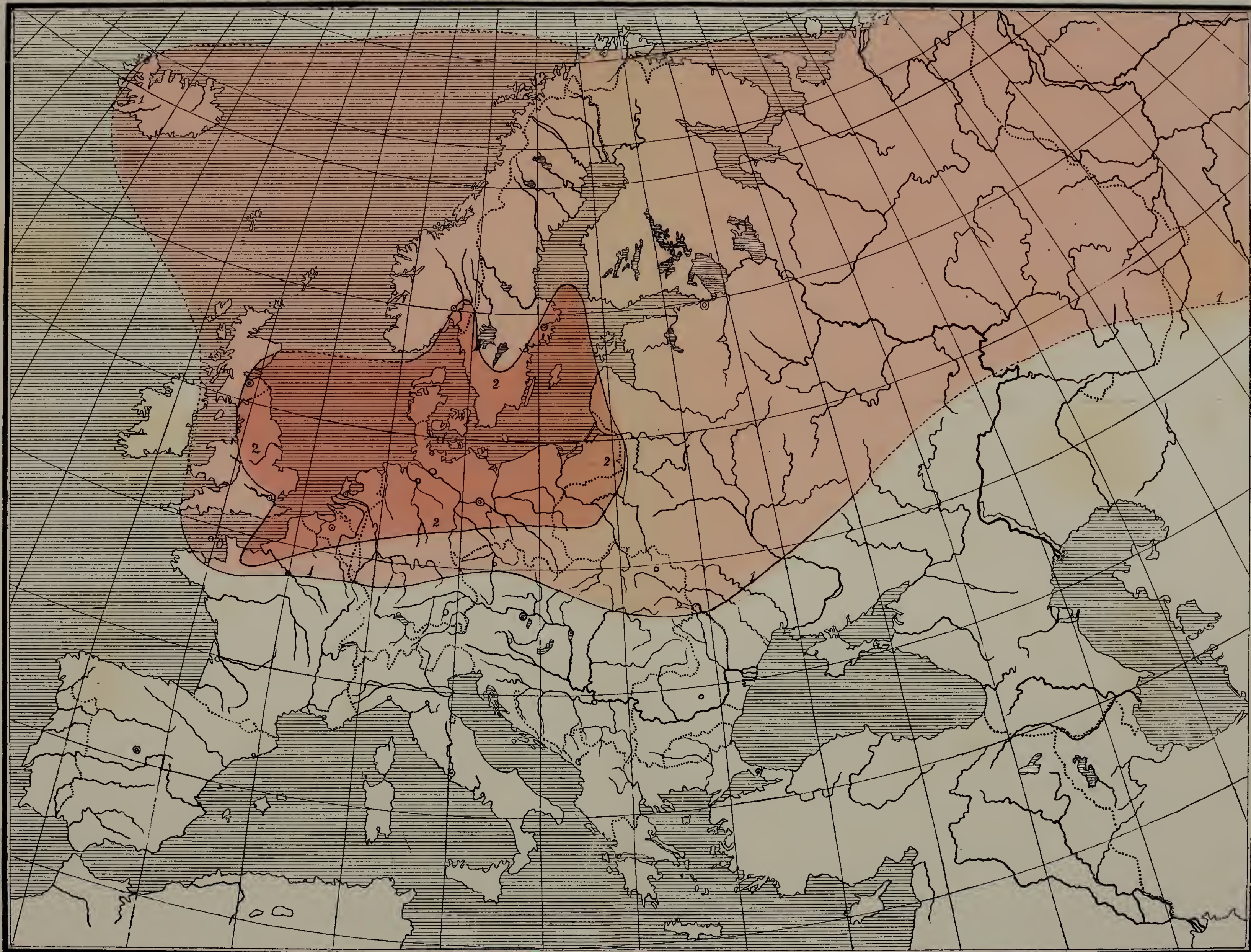


Verlag v Gustav Fischer in Jena
Lith. Anst v. G. C. Müller, Jena.

1 Gentiana campestris L.
2 G. Baltica Murb.
3 G. hypericifolia (Murb.)
4 G. crispata Vis.

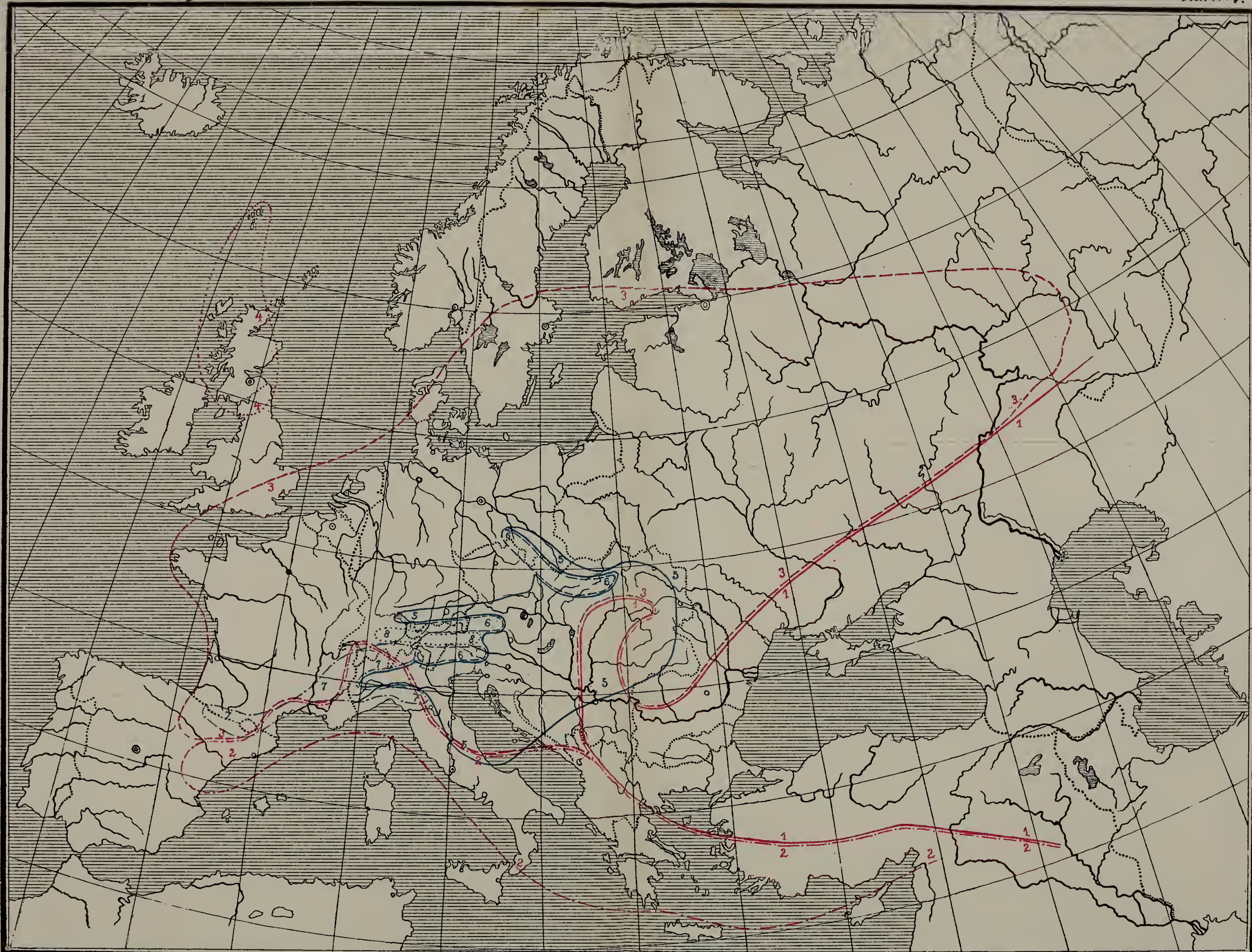


Verlag v. Gustav Fischer in Jena.
Lith. Anst. v. G. Müller, Jena.



Verlag v. Gustav Fischer in Jena
Lith. Anst. v. G. C. Müller, Jena

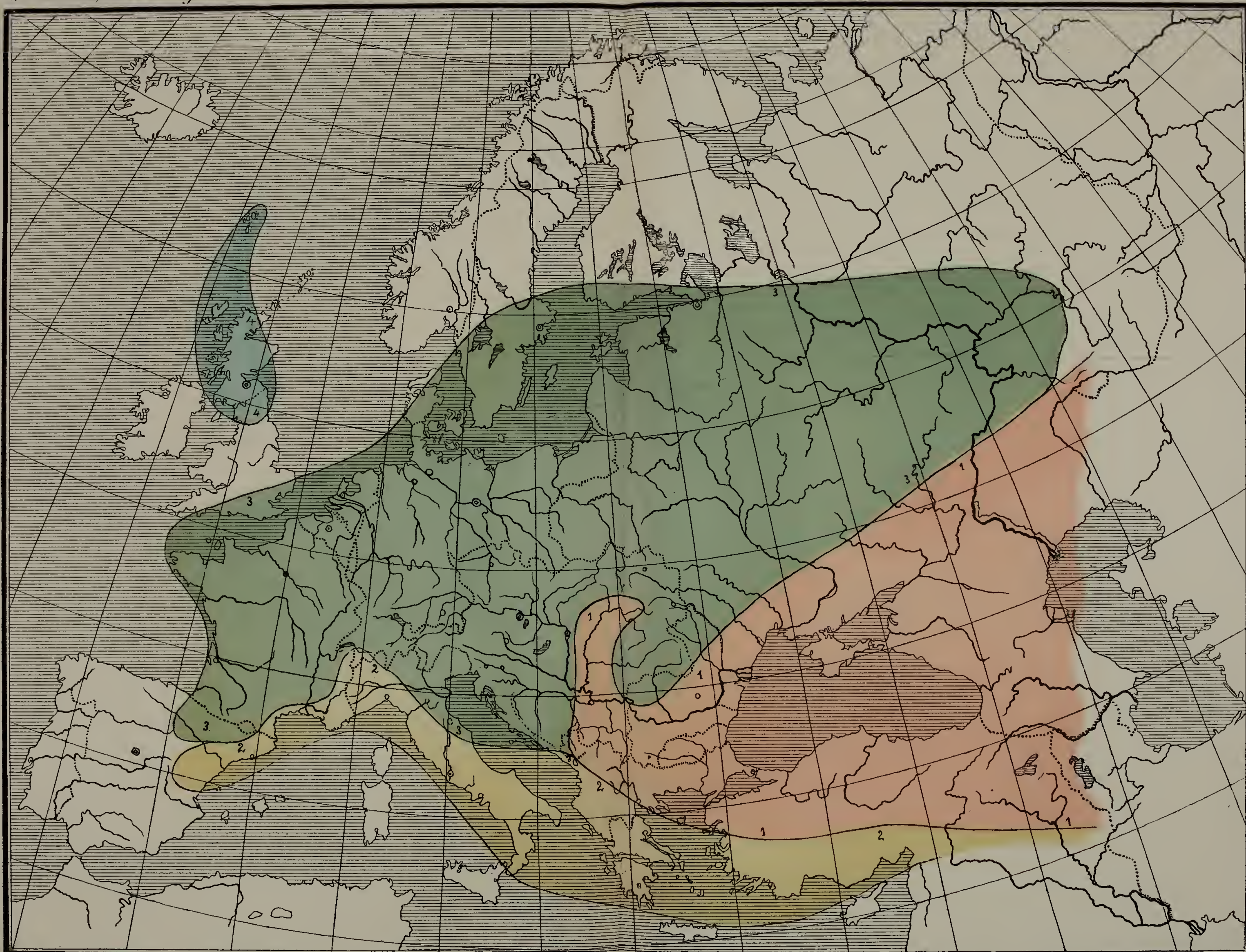
1 *Gentiana axillaris Schm.* 2 *Gentiana uliginosa Willd.*



Verlag v. **Gustav Fischer** in Jena

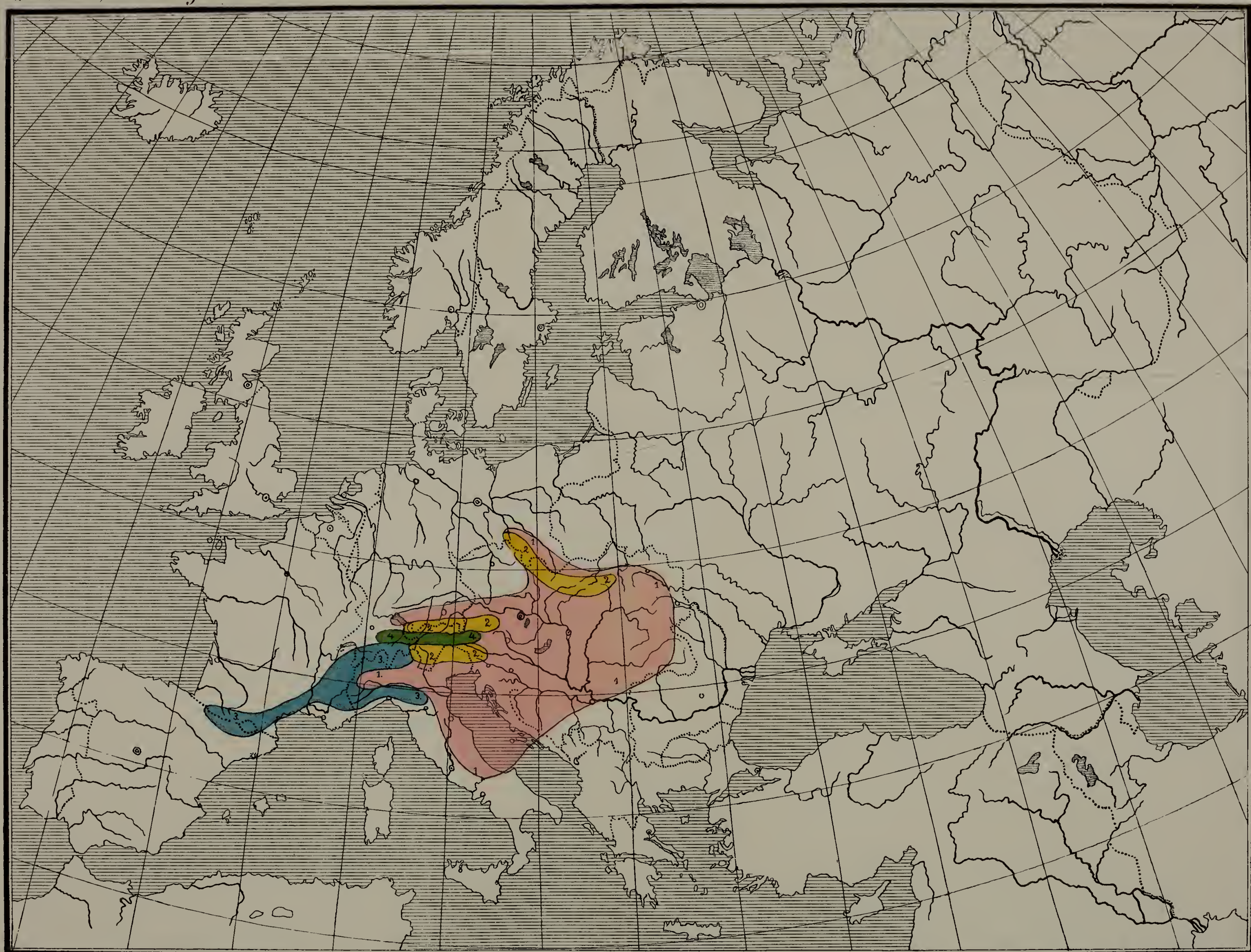
Lith. Anst. v. G. C. Müller, Jena

— 1 — *Euphrasia Tatarica Fisch.*	— 5 — *Euphrasia Kerneri Wettst*
– 2 – — *pectinata Ten.*	– – 6 – – — *picta Wimm.*
–·3·– — *stricta Host*	–·7·– — *alpina Lam.*
···4··· — *borealis (Towns.)*	···8··· — *versicolor Kern.*



Verlag v. Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. v. G. C. Müller, Jena

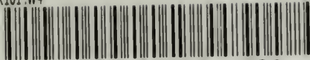
1	*Euphrasia Tatarica Fisch.*	3	*Euphrasia stricta Host.*
2	—— *pectinata Ten.*	4	—— *borealis Towns.*



Verlag v Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst v. G. Müller, Jena.

1 *Euphrasia Kerneri Wettst.*	3 *Euphrasia alpina Lam.*
2 ——— *picta Wimm.*	4 ——— *versicolor Kern.*



Alte II

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.